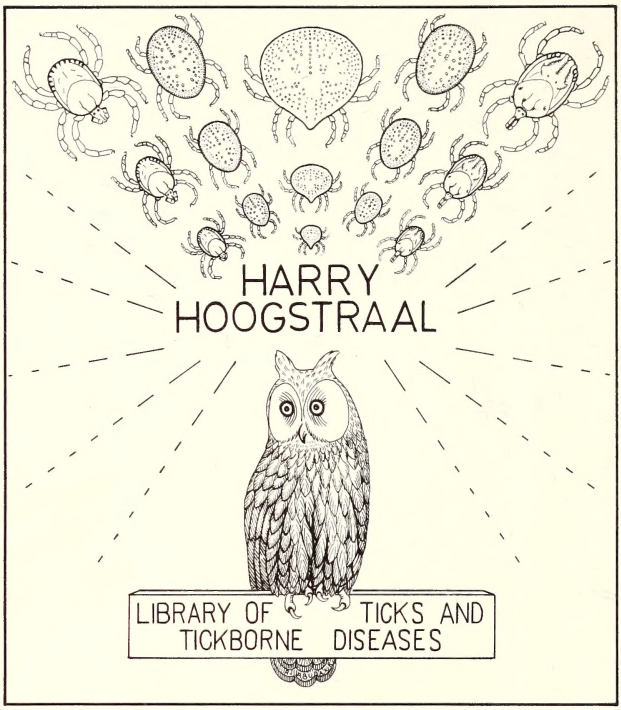

HARRY
HOOGSTRAAL
LIBRARY OF TICKS AND
TICKBORNE DISEASES

Hommage respectueux
Vomel

H Hoogstraal
Cairo 17 November 1969

RECHERCHES

SUR

L'ANATOMIE COMPARÉE ET LE DÉVELOPPEMENT

DES IXODIDÉS

Lyon — A. REY, Imprimeur de l'Université, 4, rue Gentil. — 44899

Exemplaire N° 443

QL
458
A2B7X
1907
MSC

ANNALES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON
NOUVELLE SÉRIE
I. *Sciences, Médecine.* — Fascicule 20.

RECHERCHES
SUR
L'ANATOMIE COMPARÉE ET LE DÉVELOPPEMENT
DES IXODIDÉS

PAR

AMÉDÉE BONNET
Docteur ès Sciences,
Préparateur de Zoologie à la Faculté des Sciences
de l'Université de Lyon

[Avec 104 figures dans le texte et 6 planches hors texte]

MAR 11 1991
LIBRARIES

LYON
A. REY, IMPRIMEUR-ÉDITEUR
Rue Gentil, 4

PARIS
LIBRAIRIE J.-B. BAILLIÈRE et FILS
19, Rue Hautefeuille

1907

Sur le rapport favorable de M. Kœhler et l'avis conforme du Comité des *Annales*, le Conseil de l'Université, dans sa Séance du 7 Février 1907, a autorisé l'impression du présent ouvrage dans la Collection des *Annales de l'Université de Lyon*.

A MON PÈRE

A MA FEMME

RECHERCHES

SUR

L'ANATOMIE COMPARÉE ET LE DÉVELOPPEMENT

DES IXODIDÉS

INTRODUCTION

L'anatomie générale et plus spécialement l'histologie des *Ixodidæ* n'ont encore été que très peu étudiées ; le développement post-embryonnaire de ce groupe n'était connu que par les mues larvaires et nymphales et par des descriptions morphologiques externes de ces Acariens. Les plus importantes recherches d'anatomie des *Ixodes* remontent à Heller dans son étude sur l'*Argas persicus* en 1858, et à Pagenstecher en 1861 et 1862 dans ses deux belles monographies de l'*Ixodes reduvius* et de l'*Argas persicus*. Depuis ces travaux, l'anatomie comparée de ce groupe n'a jamais fait l'objet d'aucun travail d'ensemble.

Ce n'est que dans ces derniers temps que quelques auteurs, Berlese, Nordenskiold entre autres, ont commencé à s'occuper des questions d'histologie des *Ixodidæ*.

Il est assez curieux de constater que parmi le grand nombre d'Acarologistes éminents tels que Berlese, Canestrini, Croneberg, Haller, Kramer, Michael, Nalepa, Pagenstecher, Piersig, Schaub, Sig Thor, Wagner, très peu se soient occupés de ce groupe si particulier des *Ixodidæ*. Les recherches des anatomistes et des histologistes ont surtout porté sur des

formes dont l'importance parasitaire était très grande : *Sarcoptides* et *Phytoptides*, ainsi que sur de nombreuses formes libres telles que les *Hydrachnides*, *Trombidides*, *Gamasides*, etc. Quoique les *Ixodes* représentent les formes les plus grandes des Acariens, ils ont été négligés jusqu'à maintenant et ce n'est que depuis peu que leur rôle de propagateur dans les fièvres du Texas, piroplasmose bovine, etc., a porté l'attention sur eux.

Le développement de l'œuf a été étudié avec soin par Wagner en 1894, mais cet auteur ne s'est pas occupé de l'évolution de la larve en nymphe et en adulte, et nous n'avons aucun travail sur ce sujet.

J'ai essayé de combler ces lacunes par une étude comparée des deux sous-familles des *Ixodidæ :* les *Ixodinæ* et les *Argasinæ* dont j'ai pu me procurer un grand nombre d'exemplaires.

L'étude morphologique de ce groupe montre une très grande analogie de caractères et faisait prévoir une grande homogénéité dans la structure anatomique et histologique des organes ; mes recherches l'ont confirmé.

Les espèces que j'ai étudiées sont les suivantes :

I. — **Ixodinæ.**

1. *Ixodes hexagonus* Leach — femelles, nymphes, larves.
2. *Hyalomma syriacum* Koch — mâles, femelles, nymphes, œufs.
3. *Hyalomma ægyptium* Linné — mâles, femelles.
4. *Hæmaphysalis coccina* Koch — mâles, femelles.
5. *Hæmaphysalis punctata* Canestrini et Fanzago — mâles, femelles.
6. *Rhipicephalus annulatus* Say — femelles.
7. *Rhipicephalus sanguineus* Latreille — mâles, femelles.
8. *Dermacentor reticulatus* Fabricius — mâles, femelles.

II. — **Argasinæ.**

9. *Ornithodoros megnini* Alf. Duges — femelles, nymphes.
10. *Ornithodoros turricata* Alf. Duges — femelles, nymphes.
11. *Argas reflexus* Fabricius — mâles, femelles, nymphes, larves.

Malgré la variété de ces types comprenant sept genres différents, la structure générale est constante surtout chez les *Ixodinæ*. J'ai fait la description des organes et l'étude histologique des tissus d'après *Ixodes hexagonus*, pour les femelles, et d'après *Hyalomma syriacum* et *H. ægyptium*, pour les mâles ; dans le cas où des particularités histologiques étaient propres à certains genres, je les ai indiquées d'une manière spéciale.

L'étude du développement de l'œuf et du développement post-embryonnaire des *Ixodes* et des *Argas*, chez la larve et chez la nymphe, au point de vue des modifications que subissent les organes durant cette évolution, fera l'objet de la seconde partie de ce travail et complètera l'ensemble de mes recherches.

J'ai récolté en très grande partie mes matériaux d'observation sur des Chiens, des Tortues, des Hérissons et des Bœufs envoyés d'Algérie aux abattoirs de Lyon. Je dois à l'obligeance de plusieurs personnes un assez grand nombre d'échantillons ; malheureusement, plusieurs d'entre eux, simplement conservés dans l'alcool faible, insuffisamment fixés ou trop longtemps gardés en captivité à jeun, me sont arrivés en assez mauvais état.

Si certains Ixodes adultes sont très fréquents, les larves et les nymphes ne se trouvent qu'exceptionnellement en, raison même du mode de vie de ces animaux.

Les larves et les nymphes changent d'hôte au moment de leurs principales mues et vivent un certain temps à terre, fixées sur les herbes (je n'ai pas réussi à en ramasser avec un filet fauchoir comme le conseille Pagenstecher) ; les mâles et les femelles vivent souvent sur des hôtes différents : ainsi la nymphe d'*Ixodes hexagonus* se rencontre principalement sur le Hérisson, tandis que l'adulte vit sur le Chien ; les *Hyalomma* femelles parasitent principalement les Bœufs, les mâles surtout les Tortues.

Ce n'est qu'au moment de l'accouplement que les mâles vont rejoindre les femelles ; après l'accouplement, qui peut durer trois à quatre jours, la femelle tombe à terre et la ponte a lieu. Le mâle meurt peu de temps après l'accouplement ; je ne l'ai jamais vu féconder deux femelles (le cas se produit, paraît-il, dans les pays chauds) ; la femelle pond pendant trois à quatre jours consécutifs, puis meurt sur place dans un état de complète dessiccation.

Afin d'étudier plus facilement le développement des *Ixodes*, j'ai fait quelques essais d'élevage ; malheureusement, ces tentatives ont échoué. Des larves et des nymphes d'*Ixodes hexagonus* laissées en place sur des Hérissons que j'avais au laboratoire, n'ont pas continué leur développement ; elles se sont détachées d'elles-mêmes et sont mortes ; des nymphes placées sur des Chiens n'ont pas voulu se fixer ; j'ai dû, à mon grand regret, abandonner ces essais et me contenter des matériaux recueillis à divers stades de développement. Il faudrait, pour obtenir un élevage pratique, opérer dans des conditions tout à fait normales et sur un grand nombre d'animaux à la fois ; mais il resterait toujours un point délicat au moment des changements d'hôtes et pendant les stades de vie libre, lorsque la larve se transforme en nymphe et la nymphe en adulte.

J'ai également essayé de placer de jeunes larves de *Hyalomma* sortant de l'œuf sur des Hérissons, des Furets, des Cobayes et des Chiens, mais ces larves n'ont pas voulu se fixer. Pour le développement des œufs, j'ai obtenu de bons résultats en plaçant ceux-ci dans des verres de montre maintenus dans une atmosphère humide entre 18 et 20 degrés.

Je crois être arrivé à plus de clarté dans l'exposition de ces recherches en ne faisant pas à part la bibliographie générale, mais en indiquant, chapitre par chapitre, les fait déjà connus et en signalant, au fur et à mesure, les relations que présentent les Ixodes avec les groupes voisins.

J'ai placé à la fin de chaque chapitre un résumé des faits exposés, ce qui me dispense de faire, sous forme de conclusion, un résumé général en terminant ce travail.

Ces recherches ont été faites au laboratoire de zoologie de la Faculté des sciences de Lyon où j'ai fait mes premières études de zoologie sous la direction de M. le professeur Kœhler ; qu'il me soit permis ici de le remercier de toute la bienveillance qu'il m'a toujours témoignée et de tous les conseils éclairés qu'il a bien voulu me donner.

Je tiens également à exprimer ma gratitude à M. Darboux, actuellement professeur à la Faculté des sciences de Marseille, et principalement à M. Vaney, maître de conférences de zoologie à la Faculté des sciences de Lyon, et à M. Conte, chef de travaux à la même Faculté. C'est à M. Vaney et à M. Conte que je dois mes connaissances techniques; ils ont bien voulu m'initier aux travaux de l'histologie et examiner quelques-unes de mes coupes ; je les en remercie sincèrement ainsi que des indications bibliographiques qu'ils m'ont fournies.

M. Giard, membre de l'Institut, M. Bouvier, professeur au Museum de Paris, et M. Neumann, professeur à l'Ecole vétérinaire de Toulouse, m'ont indiqué plusieurs points d'anatomie non encore étudiés, et m'ont donné de nombreux renseignements bibliographiques ; je tiens à leur en exprimer toute ma gratitude.

Je sais enfin beaucoup de gré à M. le professeur Vayssière, de la Faculté des sciences de Marseille, à M. Deruelle, inspecteur principal des abattoirs de Lyon, à M. le Dr Vaffier, à M. le Doctor Alfredo Dujes, de Guanajuato (Mexique), à M. le Professeur A. Berlese, à la R. Scuola superiore di agricoltura in Portici, à M. D. E. Salmon, Chief of Bureau of Animal Industry de Washington, à M. Allemand-Martin, sous-directeur du Laboratoire maritime de Sfax, et à M. R. du Buysson, du Museum de Paris, qui ont été assez aimables pour me procurer un grand nombre de mes matériaux d'étude.

TECHNIQUE

Les Ixodes femelles sont recouvertes d'une couche de chitine élastique épaisse, qui empêche la pénétration des réactifs fixateurs; j'avais essayé de faire une incision pour permettre cette pénétration, mais la grande quantité de sang qui remplit les cæcums digestifs s'écoulait et amenait des déformations considérables dans la position des organes.

Pour obvier à ces inconvénients, j'ai procédé de la façon suivante : les animaux ont été plongés dans l'alcool à 90 degrés très chaud, pendant quelques instants, de façon à coaguler la masse sanguine; j'ai pu alors pratiquer une large incision au rasoir sur l'un des côtés du corps pour permettre la pénétration des liquides fixateurs, et pour faciliter l'inclusion.

Les mâles dont le tube digestif ne contient presque pas de sang et dont le grand écusson dorsal maintient les organes en place peuvent être fixés et inclus, comme la plupart des Insectes, sans technique spéciale.

Après plusieurs essais j'ai reconnu que les fixateurs qui donnaient les meilleurs résultats, étaient ceux dont le pouvoir pénétrant était très considérable : le liquide de Roule additionné d'alcool et surtout le mélange suivant :

Alcool absolu.	100
Acide acétique	100
Chloroforme.	100
Sublimé, à saturation.	

m'ont donné de bonnes fixations.

J'ai employé pour l'étude des femelles gorgées de sang et pour l'examen des pièces buccales les inclusions au collodion avec coloration *in toto* au paracarmin de Mayer.

J'ai pu obtenir des coupes relativement fines : 20 à 30 μ, en durcissant pendant longtemps le collodion par le chloroforme, additionné d'une très faible quantité d'essence de cèdre pour éclaircir la masse. Le collodion traité seulement par l'essence de cèdre après durcissement au chloroforme devient cassant trop rapidement.

Les coupes à la paraffine m'ont donné de bons résultats pour l'histologie fine à condition de n'inclure que de petits fragments ne contenant presque pas de sang, car celui-ci s'effrite très facilement sous le rasoir. D'une façon générale, j'ai employé le chloroforme qui rend les tissus moins cassants que le toluène ; puis, après avoir ajouté graduellement de la paraffine, j'ai procédé lentement à l'évaporation du chloroforme : les coupes ont été débitées entre 4 et 8 μ en moyenne.

Les colorations sur coupes ont été faites généralement avec le glychémalun, produit plus stable donnant une coloration plus élective que l'hémalun, et avec l'éosine.

Quelques fixations au Flemming pour des organes isolés, suivies de coloration à l'hématoxyline au fer ou à la safranine, m'ont servi pour des points spéciaux ; mais l'emploi de ces réactifs ne peut pas se généraliser, car le sang se colore en noir et empâte les préparations.

ÉTUDE ANATOMIQUE DE L'ADULTE

CHAPITRE PREMIER

CHITINE ET PRODUCTIONS TÉGUMENTAIRES

La chitine qui enveloppe le corps des Arthropodes a déjà fait l'objet de nombreux travaux; je renvoie pour cette étude aux ouvrages spéciaux; je rappellerai seulement que les auteurs qui ont étudié la cuticule des arthropodes: Vitzou [1882], Gaubert [1892], Duboscq [1898], Huxley [1880], Michael [1883-1887 et 1901], Schimkewitsch [1884], Sig Thor [1902-1903], ont reconnu trois à quatre couches plus ou moins distinctes. Les termes employés par ces auteurs pour désigner ces diverses espèces de chitine ne concordent pas entre eux, et j'adopterai, comme Sig Thor, des termes génériques ne faisant pas prévoir la nature chimique ou histologique des différentes couches de chitine :

1° *Tectostracum :* cuticule de Vitzou; chitine achromatique de Duboscq; Aüsserte Lage;

2° *Epiostracum :* chitine chromophile de Duboscq; Aussenlage ;

3° *Ectostracum :* chitine acidophile de Duboscq; couche moyenne non colorable de Schimkewitsch; Mittellage;

4° *Hypostracum :* chitine lamelleuse ; couche colorable à l'hématoxyline et au carmin de Schimkewitsch; Innenlage.

Je n'ai pas trouvé l'épiostracum chez les *Ixodidæ;* cette couche, du reste très mince, ne paraît pas constante dans les téguments des Arthropodes ; Schimkewitsch ne la signale pas dans son étude sur l'anatomie de l'*Epeire*.

La chitine qui enveloppe le corps des *Ixodes* présente, suivant les endroits où on la considère, écussons ou parties molles, deux aspects extrêmement différents ; ces différences de caractères ont servi aux auteurs à établir en partie la classification et permettent chez les *Ixodinæ* de distinguer à première vue un mâle d'une femelle.

Pour Pagenstecher [1861] la chitine est formée de deux couches fusionnées en une seule au niveau du bouclier et des plaques sexuelles. En ces endroits la chitine est jaune et plus mince que sur tout le reste du corps où elle est molle et élastique. Nordenskiold [1906 *(a)*] n'indique également que deux couches de chitine. Je ne puis me ranger à l'opinion de ces auteurs ; j'ai trouvé constamment que la chitine qui enveloppe les parties extensibles du corps comprend trois couches, tandis que dans l'écusson ou bouclier et dans les plaques sexuelles (anales et adanales), on ne peut reconnaître qu'une seule couche sans différenciation. Il n'y a pas, en réalité, deux espèces de chitine, mais simplement exagération de l'épaisseur du tectostracum et disparition des couches sous-jacentes en ces régions localisées (fig. 1).

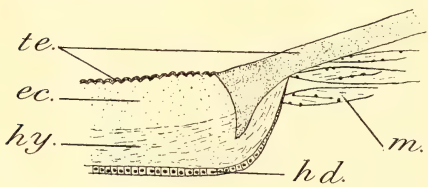


Fig. 1. — Coupe sagittale montrant la soudure entre la chitine rigide de l'écusson et la chitine molle du reste du corps. *Ixodes hexagonus* ♀ : *te* tectostracum, *ec* ectostracum, *hy* hypostracum, *hd* hypoderme, *m* muscles rétracteurs des chélicères (gr. 235).

La chitine de ces différentes parties du corps se distingue facilement par ses caractères de dureté, d'épaisseur, d'élasticité et son ornementation ; tantôt elle enveloppe les parties extensibles et les articulations, tantôt, plus rigide, elle sert de

soutien et de point d'attache aux muscles de la région thoraco-céphalique et aux muscles des pattes.

A. — La chitine extensible est de couleur jaune grisâtre et assez transparente pour permettre de reconnaître l'état de replétion du tube digestif à la teinte rougeâtre du sang.

Vue à la loupe, cette chitine est ornementée d'un grand nombre de stries très fines rappelant chez les *Ixodinæ* les sillons des impressions digitales ; elle est ponctuée et mamelonnée chez les *Ornithodoros*, et chagrinée par des plis irréguliers en zigzags chez les *Argas*.

La chitine porte de nombreux poils courts, un grand nombre d'ouvertures glandulaires et souvent des concrétions cristallines blanchâtres, sur lesquelles je reviendrai à propos de l'excrétion.

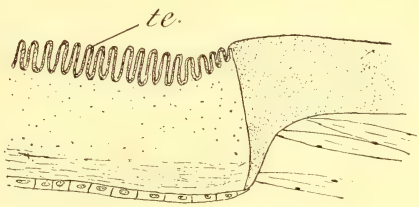


Fig. 2. — Même chose que la fig. 1. *Hyalomma ægyptium* ♀. Le tectostracum *te* est fortement plissé, animal à jeun (gr. 235).

Le tectostracum est réduit à une couche extrêmement mince de 1/2 à 1 μ d'épaisseur, peu visible et qui quelquefois même paraît absente ; cette couche est fortement plissée chez les femelles à jeun (fig. 2), je crois donc qu'elle n'a aucune élasticité et que ce n'est que grâce à son peu d'épaisseur qu'elle conserve une certaine souplesse ; par leur réunion, ces plis très serrés les uns contre les autres acquièrent une hauteur de 15 à 20 μ.

L'ensemble de l'ectostracum et de l'hypostracum forme une couche très élastique dont l'épaisseur varie chez les Argas entre 10 et 40 μ et peut atteindre chez les Ixodes femelles 80 et même 90 μ ; chez les individus mâles elle mesure 60 μ.

On voit par ces chiffres que la chitine est d'une épaisseur uniforme chez les *Ixodinæ*, tandis que chez les *Argasinæ* elle présente des tubercules de hauteurs assez variées (fig. 3) donnant aux téguments un aspect finement granulé ; il faut citer aussi chez les *Argasinæ* des régions où la chitine reste mince

et sans tubercules et qui servent de points d'attaches aux muscles.

L'ectostracum et l'hypostracum sont deux couches assez différentes chez les *Ixodinæ :* la première est très nettement acidophile ; elle se colore fortement par l'éosine, l'acide picrique, l'orange G et présente quelquefois de fines stries perpendiculaires à la surface des téguments.

La seconde couche est séparée de la première par une limite droite et très nette grâce à son affinité pour les colorants basiques : hémalum, paracarmin, et se présente sous un aspect lamelleux.

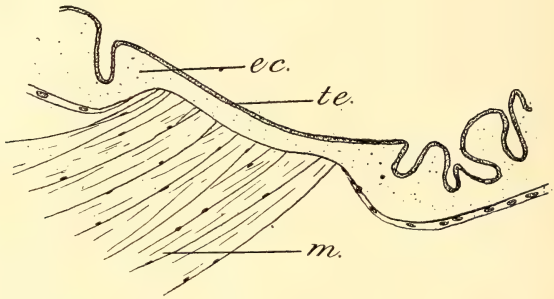


Fig. 3. — Coupe de la chitine passant par une plaque d'insertion musculaire. *Argas reflexus*, *te* tectostracum, *ec* ectostracum et hypostracum, *m* muscles dorso-ventraux (gr. 235).

Chez les *Argasinæ*, ces deux couches sont confondues et la chitine se colore par plages irrégulières à teintes dégradées.

Sur un animal au moment de la mue, on distingue la nouvelle chitine de remplacement emprisonnée au-dessous de la peau qui va être rejetée ; cette nouvelle mue qui a déjà atteint la même épaisseur que l'ancienne, est uniquement formée de chitine acidophile, très homogène, sans canalicules ni feuillets ; le tectostracum fait totalement défaut (pl. I, fig. 1).

Ces faits me portent à croire que la chitine est une sécrétion homogène qui se différencie au contact de l'air, différemment suivant la nature des cellules hypodermiques qui l'ont sécrétée.

Cette différenciation peut s'accentuer encore dans une mue qui va être rejetée, et on peut distinguer entre l'ectostracum et l'hypostracum une couche d'aspect aréolaire, difficilement colorable, qui paraît être une modification de la partie superficielle de l'hypostracum feuilleté.

B. — La chitine rigide n'est qu'une exagération de l'épaisseur du tectostracum (fig. 1 et 2) ; dans ces parties la chitine élastique fait défaut. Cette chitine rigide recouvre les pattes, les pièces buccales, la tête, forme l'écusson dorsal des *Ixodinæ* dans les deux sexes, les péritrèmes, la bordure du cadre anal, les écussons anaux et adanaux, les pièces d'accouplement et le bord des bourrelets abdominaux chez quelques Ixodes mâles.

Les *Argasinæ* sont dépourvus d'écusson dorsal et de plaques anales ou autres.

La chitine rigide uniquement formée par le tectostracum a une épaisseur moyenne de 30 à 35 μ, elle est d'une grande homogénéité et n'est traversée ni par des canalicules ni par des canaux glandulaires. La ligne de séparation entre elle et la chitine molle est droite et très nette.

Chitine des articulations. — La chitine des articulations est caractérisée par l'absence de poils, comme l'avait remarqué Duboscq [1898] chez les *Chilopodes*. Son épaisseur est à peu près la même que celle de la chitine des régions molles du corps ; elle se colore uniformément, mais avec peu d'intensité, par l'hémalum, et présente un aspect feuilleté. Le tectostracum y fait complètement défaut.

Poils. — Les poils sont disséminés sur toutes les régions du corps, mais principalement sur les pattes et sur les régions molles.

Ils sont entourés à leur base par un petit anneau de chitine qui n'est qu'un renflement localisé du tectostracum ; la substance même du poil est formée de chitine achromatique.

La cellule hypodermique située au-dessous de chaque poil se met en relation avec lui par un fin canalicule traversant la

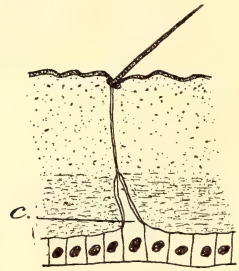


Fig. 4. — Poil tégumentaire en relation avec la cellule hypodermique sousjacente *c*. *Ixodes hexagonus* ♀ (gr. 300).

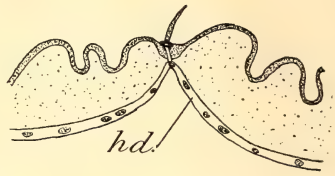


Fig. 5. — Poil tégumentaire d'*Argas reflexus* avec infléchissement de l'hypoderme *hd* au contact du poil (gr. 235).

couche de chitine ; ce canalicule va en s'élargissant de l'extérieur à l'intérieur (fig. 4).

Avant la mue, lorsque la nouvelle chitine est encore renfer-

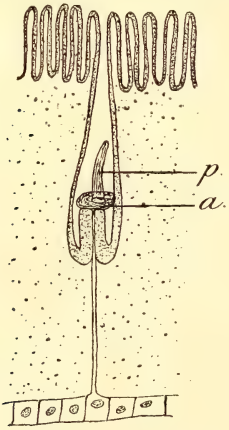


Fig. 6. — Poil en voie de formation. *Ixodes hexagonus*, *a* anneau chitineux de la base du poil, *p* poil (gr. 600).

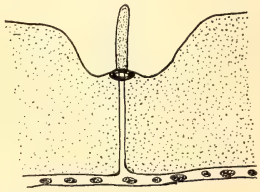


Fig. 7. — Poil tégumentaire de l'écusson enfoncé dans une dépression de la chitine. *Hyalomma syriacum* ♂ (gr. 300).

mée sous la dépouille qui va être rejetée, on ne voit encore aucun poil ; mais les canalicules pilifères existent et la cellule hypodermique qui formera le nouveau poil se prolonge dans

ce canal (pl. I, fig. 1); ce n'est qu'après le rejet de la vieille dépouille que la cellule sécrétera la chitine du poil.

Chez les *Argas* la chitine, au lieu de rester d'une épaisseur uniforme, s'amincit considérablement à la base de chaque poil, de telle sorte que le canalicule pilifère est très peu allongé (fig. 5).

Au début de sa formation, le poil est très court et à mesure que sa croissance se fait, sa partie basale se surélève jusqu'à venir affleurer la partie externe des téguments (fig. 6).

Sur l'écusson des *Ixodes* les poils sont rares; ils naissent au fond d'une petite dépression de la chitine en forme de cupule, si bien que le poil ne dépasse presque pas la surface des téguments (fig. 7). Ces poils sont courts, et au lieu d'être pointus, ils sont arrondis à l'extrémité.

Canaux glandulaires. — Les canaux glandulaires sont de formes très variables. Ils sont fins et rectilignes chez *Ixodes*

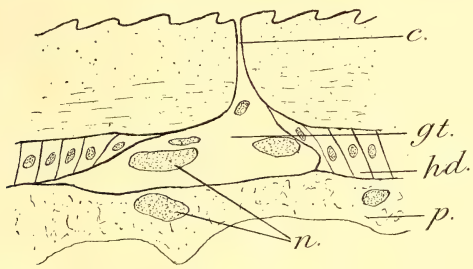


Fig. 8. — Glande tégumentaire. *Ixodes hexagonus* nymphe, *gt* glande, *c* conduit de la glande, *hd* hypoderme, *p* plasmode du tube digestif, *n* noyaux (gr. 400).

(fig. 8 et 13), ou bien assez larges et rétrécis par des épaississements chitineux circulaires formant des espèces d'échelons le long du canal dans la plupart des autres espèces. Chez *Dermacentor*, *Hyalomma*, *Rhipicephalus*, il existe vers l'extrémité libre du canal un petit anneau chitineux (fig. 9); chez *Hæmaphysalis*, l'anneau chitineux s'enfonce profondément et détermine deux renflements superposés (fig. 10).

Les canaux glandulaires des mâles présentent également de forts renflements de chitine achromatique tout le long du conduit de ces canaux (pl. I, fig. 5) avec deux ou trois saillies superposées.

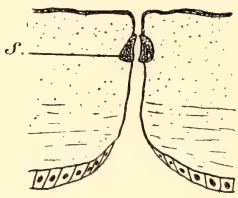


Fig. 9. — Canal d'une glande tégumentaire avec son épaississement chitineux *s. Hyalomma syriacum* ♀ (gr. 235).

Fig. 10.— Glande tégumentaire avec son canal présentant deux épaulements chitineux *s. Hæmaphysalis coccina* ♀ (gr. 235).

Résumé. — La chitine très épaisse chez les *Ixodidæ* revêt deux aspects différents.

Elle est molle et élastique sur les régions abdominales où elle comprend trois couches distinctes ; elle est rigide et cassante dans l'écusson, les parties similaires et les pattes, où elle ne comprend qu'une couche correspondant à la couche superficielle des régions molles.

De nombreux poils sont répartis sur toute la surface des téguments ; la chitine est percée dans les régions molles de canaux glandulaires.

CHAPITRE II

HYPODERME ET GLANDES

La couche cellulaire hypodermique (matrix de Leydig, chitinogengewebes de Haeckel) a été bien étudiée en général chez les Arthropodes ; mais pour les Ixodes, la littérature est extrêmement pauvre. Heller [1858] signale simplement, sans le décrire, un hypoderme sous-cuticulaire ; Pagenstecher [1861-1862] indique l'existence de l'hypoderme et des glandes tégumentaires, mais sans en donner la description ; enfin Nordenskiold [1906 *(a)*] décrit l'hypoderme, et les glandes tégumentaires d'*Ixodes reduvius*.

Hypoderme. — L'hypoderme des *Ixodidæ* se rapproche beaucoup des types habituels que l'on rencontre chez les Trachéates ; c'est-à-dire qu'il est constitué par des cellules polyédriques à noyaux régulièrement arrondis (fig. 11 et 12), intimement appliquées contre la chitine.

Les cellules hypodermiques diffèrent suivant qu'elles sont situées au-dessous de l'écusson ou au-dessous de la chitine élastique. Cette différence de forme paraît être en rapport avec la nature de leur sécrétion.

Les cellules situées au-dessous de la chitine élastique sont polyédriques hautes et se colorent fortement par l'hémalun, l'hématoxyline et la thionine. On trouve quelquefois, comme l'a remarqué Duboscq [1898], chez les *Chilopodes*, deux

noyaux pour une cellule, comme si la division du protoplasma ne se faisait pas en même temps que celle du noyau (fig. 11).

Le noyau est difficilement visible à cause de la facilité avec laquelle le cytoplasme fixe les matières colorantes ; on arrive toutefois à le différencier par l'hématoxyline au fer ou par surcoloration au glychémalun suivie d'une décoloration par

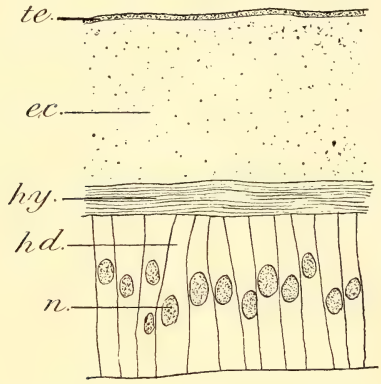


Fig. 11. — Chitine et cellules hypodermiques. *Hylomma syriacum* ♀ *te* tectostracum, *ec* ectostracum, *hy* hypostracum, *hd* hypoderme, *n* noyaux. (L'une des cellules hypodermiques présente deux noyaux) (gr. 235).

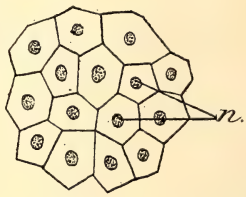


Fig. 12. — Cellules hypodermiques vues en dessus. *Hyalomma syriacum* ♀ *n* noyaux (gr. 300).

l'alcool chlorhydrique. Le noyau est arrondi et occupe le centre de la cellule.

Dans les régions recouvertes par la chitine achromatique : écusson, plaques anales, etc., les cellules hypodermiques prennent une forme beaucoup plus aplatie, et les limites entre les cellules deviennent parfois très difficiles à observer. En certains endroits, l'hypoderme est réduit à une zone extrêmement mince, qui paraît uniforme avec des noyaux épars.

Les coupes fines dans ces régions sont fort difficiles à obtenir à cause de la grande différence de résistance entre la chitine et les régions molles sous-jacentes; il arrive fréquemment que la chitine se sépare de l'hypoderme entraînant partiellement celui-ci, sous forme de lambeaux.

Chez les *Argas*, l'hypoderme ressemble beaucoup à celui des

parties molles des Ixodes ; toutefois les cellules y sont relativement plus basses et assez mal délimitées.

Je ne reviendrai pas sur les poils dont j'ai déjà parlé, j'ajouterai simplement que certaines cellules hypodermiques se différencient faiblement pour devenir des cellules pilifères ; ces dernières présentent les mêmes caractères que les autres ; elles sont simplement un peu plus volumineuses (fig. 4).

Glandes tégumentaires. — Lorsque l'on prend entre les doigts une grosse femelle vivante d'Ixodes, on voit le corps se recouvrir de gouttelettes d'un liquide blanchâtre faiblement opalescent. Ces gouttelettes sont produites par la sécrétion de glandes importantes situées au-dessous de l'hypoderme.

J'ai reconnu que ces glandes débouchent au dehors par un canal plus ou moins étroit et plus ou moins protégé par une couronne ou une zone de chitine résistante.

Dans le genre *Ixodes*, la paroi du canal ne présente aucune différenciation ; le canal est un tube cylindrique rectiligne qui débouche librement au dehors. Chez les *Dermacentor*, l'ouverture du canal est protégée par une sorte de capuchon en chitine achromatique ; cette protection s'accentue beaucoup chez *Hæmaphysalis* où la chitine achromatique recouvre intérieurement tout le tube glandulaire et y forme deux épaississements circulaires ; il en est de même chez beaucoup de mâles.

Il n'existe ni glandes ni canaux glandulaires dans la région de l'écusson et des plaques anales et adanales.

La partie glandulaire proprement dite n'a également fait l'objet d'aucun travail histologique chez les *Ixodes*. Pagenstecher seul en fait mention, mais sans en indiquer la structure.

Sig Thor [1903] a étudié, avec beaucoup de soin, l'anatomie des glandes hypodermiques chez les *Acariens prostigmatiques*. Cet auteur, tout en reconnaissant que le rôle des glandes cutanées est encore énigmatique, émet l'hypothèse que leurs secrétions pourraient servir soit à lubrifier la peau, soit à

répandre une mauvaise odeur propre à éloigner les animaux qui se nourrissent de ces petits Acariens. Il paraît assez vraisemblable que, chez les Ixodes, ces sécrétions empêchent la dessiccation de la chitine, lui conservent sa souplesse et jouent un rôle dans l'élimination de certains produits de déchets ; ce liquide n'a aucune odeur.

Chez les *Ixodes*, les glandes cutanées sont unicellulaires et de grande dimension. Des glandes de forme semblable, fréquentes chez les Insectes *(Hémiptères)*, chez les chenilles de certains *Lépidoptères* et chez les *Myriapodes*, ont été étudiées par de nombreux auteurs.

Ces cellules glandulaires sont formées par la différenciation d'une cellule hypodermique, comme nous le verrons en étudiant le développement larvaire des *Ixodes*. La cellule se gonfle et fait saillie en dedans de l'hypoderme, sous forme d'une grosse vésicule (pl. II, fig. 12) ; je n'ai pas trouvé d'enveloppe ou de nervures chitineuses autour de la glande comme cela a lieu chez quelques *Hydrachnides ;* ces glandes sont du type des glandes cutanées molles.

Elles sont réparties sur toute la surface du corps, à l'exception de l'écusson ; elles sont disposées d'une façon irrégulière et uniforme chez les femelles, et souvent groupées en masses à la face ventrale chez les mâles.

L'histologie de la glande varie assez notablement suivant les espèces examinées ; mais, d'une façon générale, le protoplasma est peu abondant, le noyau assez volumineux et de forme irrégulière. Chez *Ixodes hexagonus* femelle, les glandes mesurent environ 50 μ de diamètre ; la membrane basale est épaisse, le protoplasma réparti d'une façon uniforme dans toute la glande ; le ou les noyaux reposent sur le fond de l'alvéole glandulaire (fig. 13). Dans les genres *Hyalomma* et *Dermacentor* les glandes atteignent une dimension beaucoup plus considérable qui peut varier de 150 μ à 340 μ (fig. 14) ; on trouve entre ces deux dimensions tous les intermédiaires suivant le degré de développement.

Chez les femelles de *Hyalomma*, le protoplasma forme des travées nombreuses entrecroisées en tous sens; sur ces travées se trouve le noyau généralement divisé en deux ou trois masses de formes irrégulières et denticulées sur les bords (fig. 14); malgré cet aspect fragmenté, je n'ai pu déceler de véritables émissions nucléaires. Le noyau est très grossièrement granuleux et la membrane nucléaire peu distincte.

Chez les mâles *(Hyalomma*, *Hæmaphysalis*, *Dermacentor)*, le cytoplasme se trouve condensé en une petite masse allongée

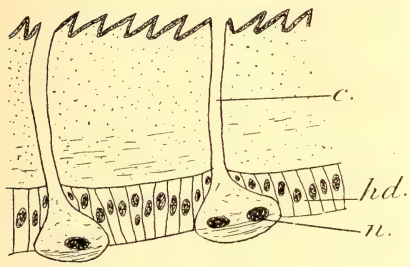


Fig. 13. — Deux glandes tégumentaires d'*Ixodes hexagonus* ♀ *c* canal de la glande, *hd* hypoderme, *n* noyaux (gr. 300).

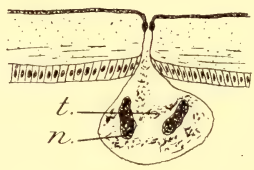


Fig. 14. — Glande tégumentaire d'*Hyalomma ægyptium* ♀ *t* travées protoplasmiques, *n* noyaux (gr. 45).

et appliquée contre la paroi de l'alvéole glandulaire (pl. I, fig. 5) ; de là, il émet de nombreuses et irrégulières travées protoplasmiques dans la cavité de la glande. Le noyau a l'aspect d'un bâtonnet long et curviforme et se trouve contenu dans la partie condensée du cytoplasme contre la paroi de la glande.

Je n'ai pu trouver de glandes chez les *Argas;* mais chez les *Ornithodoros* j'ai revu les glandes tégumentaires déjà signalées par Newastead [1905]. Ces glandes rappellent tout à fait celles que j'ai décrites pour les *Hyalomma* femelles.

En plus de ces glandes unicellulaires assez nombreuses, j'ai trouvé chez les femelles de *Hyalomma* un système glandulaire particulier composé de nombreuses cellules assez allongées qui débouchent toutes ensemble à l'extérieur par un canal assez gros (fig. 15). Le canal est entouré du côté externe par une

série de piliers de chitine achromatique qui forment une armature rigide assez compliquée.

Ce système glandulaire se rencontre très rarement et paraît être localisé vers la face dorsale de l'animal.

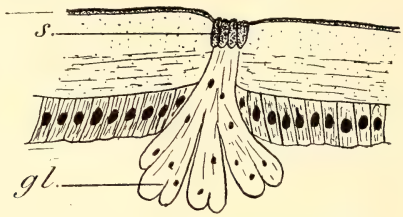


Fig. 15. — Glande tégumentaire pluricellulaire de *Hyalomma syriacum* ♀ *s* épaississement chitineux entourant l'ouverture de la glande, *gl* glande (gr. 75).

Glande céphalique. — Parmi les glandes s'ouvrant à l'extérieur, il faut signaler un système glandulaire propre aux *Ixodidæ* femelles et que l'on peut rapprocher des invaginations que l'on retrouve à la base du labium chez les *Lépidoptères* et chez les *Hyménoptères*. Chez les *Forficules*, on connaît aussi des glandes céphaliques provenant d'invaginations hypodermiques ; chez certains Insectes, ces glandes persistent même à l'état adulte, chez d'autres elles disparaissent avant l'éclosion. Leur fonction est inconnue.

Chez les Ixodes, on sait qu'au moment de la ponte on voit faire saillie entre l'écusson dorsal et le rostre, une sorte de vésicule assez volumineuse, observée par plusieurs auteurs, et à laquelle ils avaient fait jouer divers rôles dans les phénomènes de la ponte. Je reviendrai sur l'historique de cette question au chapitre de l'accouplement et de la ponte.

Nordenskiold [1906 *(a)*] signalait également dans la région céphalique une glande tubulaire polycellulaire à épithélium pavimenteux ; d'après une figure, il paraît très probable qu'il s'agit toujours du même organe, mais Nordenskiold ne l'indique pas d'une manière précise.

Mes observations m'ont montré que cet organe, situé au-dessous de l'écusson dorsal chez les *Ixodinæ*, est en relation avec

l'extérieur par un fin canal fortement plissé. Ce canal est percé dans une petite zone chitineuse molle, située entre l'écusson dorsal et le rostre, servant d'articulation entre ces deux parties rigides du corps (fig. 16 et pl. III, fig. 15). Chez les *Argasinæ*, cet organe occupe une position analogue au-dessous du capuchon, qui recouvre le rostre (pl. III, fig. 16).

Cet organe n'est pas une véritable glande de forme typique, mais une invagination profonde de la chitine limitée par une très mince membrane. Contre cette pellicule chitineuse sont fixées de petites cellules piriformes à noyaux ovoïdes et à pro-

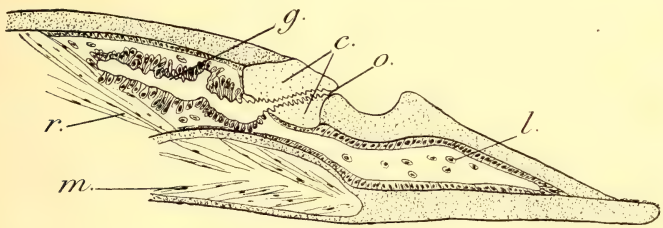


Fig. 16. — Coupe sagittale médiane passant par la glande céphalique de *Hyalomma ægyptium* ♀ *g* glande céphalique, *o* ouverture de la glande, *c* chitine molle, *m* muscles des chélicères, *r* muscles rétracteurs des chélicères, *l* leucocytes (gr. 75).

toplasma finement granuleux (fig. 16). Cet organe existe déjà chez les nymphes, mais ce n'est qu'au moment de la ponte que les cellules glandulaires entrent en activité. Elles sécrètent alors un liquide abondant qui, enfermé entre les pièces chitineuses de l'écusson et du rostre et les muscles des chélicères, repousse à l'extérieur la pellicule chitineuse limitante. Celle-ci se retourne sur elle-même, à la façon d'un doigt de gant, et fait saillie à l'extérieur sous forme d'une grosse vésicule quadrilobée, tandis que le rostre s'infléchit en dessous de l'écusson (fig. 17).

En comprimant l'animal entre les doigts, on facilite beaucoup la sortie de la vésicule qui arrive à un état de turgescence considérable, et masque partiellement le rostre (fig. 18).

La membrane de la vésicule se laisse traverser par le liquide

qu'elle renferme; ce liquide qui suinte à la surface de la vésicule est d'une consistance visqueuse et gluante. Il se répand sur les œufs nouvellement pondus pour les agglutiner et les protéger contre la dessiccation.

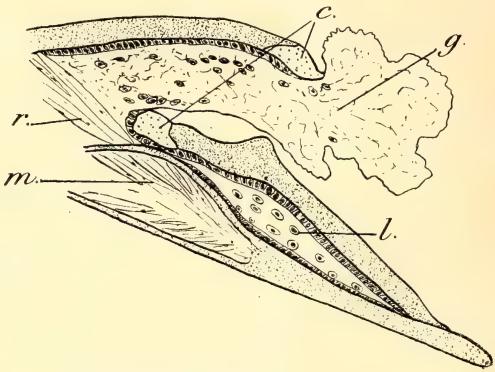


Fig. 17. — Coupe sagittale médiane passant par la glande céphalique dévaginée de *Hyalomma ægyptium* ♀. Mêmes lettres qu'à la figure précédente (gr. 75).

La membrane limitante de la vésicule est, comme nous l'avons vu, extrêmement mince, et le moindre attouchement

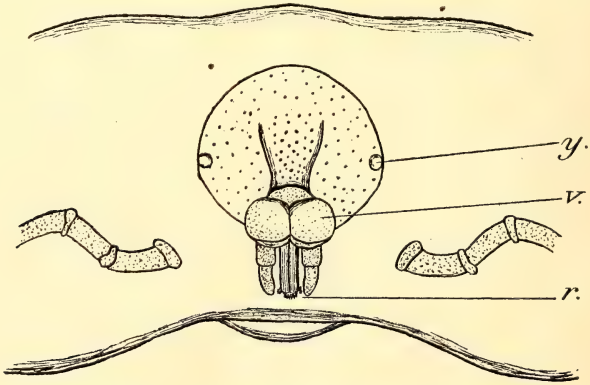


Fig. 18. — Tête de *Hyalomma ægyptium* ♀ vue de face, montrant la glande céphalique faisant saillie entre l'écusson et le rostre *r* sous forme d'une vésicule quadrilobée *v*, *y* yeux (gr. 10).

peut la briser; le liquide s'en écoule alors immédiatement. On trouve dans ce liquide des débris des cellules glandulaires et quelques leucocytes.

Résumé. — L'hypoderme est formé par des cellules hautes, polyédriques dans les régions molles du corps ; basses au-dessous des écussons.

Les glandes tégumentaires, généralement très volumineuses, faisant saillie en dedans de l'hypoderme, sécrètent un liquide blanc opalescent, assez abondant lorsqu'on tourmente l'animal.

En plus des glandes normales, il existe un système glandulaire propre aux *Ixodidæ :* glande céphalique, qui ne devient fonctionnelle qu'au moment de la ponte.

CHAPITRE III

SYSTÈME NERVEUX

On sait que le système nerveux central des Acariens est caractérisé essentiellement par la réunion des ganglions cérébroïdes, thoraciques et abdominaux en une seule masse.

L'étude du cerveau a été faite très soigneusement chez les *Acariens prostigmatiques*, par Schaub [1888] et Michael [1895 *(a)*] et aussi par ce dernier auteur et par Winckler [1888 *(a)*] chez quelques *Métastigmates*. Mais, pour les *Ixodidæ*, nous n'avons que les observations de Heller [1858] et de Pagenstecher [1861 et 1862], observations basées sur des dissections fines d'animaux adultes.

Wagner [1894] a étudié avec beaucoup de soins le développement du cerveau chez l'embryon d'*Ixodes calcaratus* Bir. ; ce travail permet de comparer le cerveau de l'embryon à celui de l'adulte et montre comment se fait la concentration du cerveau.

Heller décrit succinctement le système nerveux d'*Argas persicus* comme une masse sub-triangulaire, d'où partent dix-huit à dix-neuf nerfs, se rendant vers les divers organes, mais sans indiquer leur trajet. Pagenstecher, chez une espèce voisine, *Argas reflexus*, décrit et figure une forme à peu près semblable, mais ne retrouve pas le nerf impair antérieur qu'avait signalé Heller. Pagenstecher reconnaît : trois paires de nerfs pour les pièces buccales, mais sans l'affirmer d'une façon positive ; quatre paires pour les pattes et trois paires pour l'intestin. Ce même auteur, chez *Ixodes hexagonus*, décrit également

trois paires pour les pièces buccales, quatre pour les pattes et quatre pour les organes génitaux et l'intestin. Tous ces nerfs se divisent, dès leur sortie du cerveau, en deux troncs distincts.

Ces belles dissections de Pagenstecher correspondent d'une façon remarquable avec les recherches de Wagner, sur le développement des centres nerveux ; en voici les conclusions :

L'ébauche du système nerveux est constituée par deux bandelettes qui se réunissent ensuite par des commissures transversales. Dans la partie céphalique, il n'apparaît qu'un seul ganglion : ganglion cérébroïde; dans la région thoracique, on trouve six ganglions : le ganglion des chelicères, le ganglion des palpes, les quatre ganglions des pattes; enfin, la région abdominale comporte quatre ganglions.

On voit qu'entre les travaux de Pagenstecher et de Wagner, il y a concordance parfaite au point de vue du nombre des nerfs et des ganglions, et que ceux-ci correspondent exactement aux régions inervées par les nerfs décrits par Pagenstecher.

Les onze ganglions du système nerveux sont répartis de la façon suivante. Les ganglions des chélicères occupent la partie inférieure des ganglions sus-œsophagiens ; la masse principale de cette région est formée par les ganglions cérébroïdes plus ou moins unis aux précédents. Sur les ganglions cérébroïdes se trouvent deux protubérances peu développées qui se réunissent graduellement à ceux-ci.

Il se produit, pendant le cours du développement embryonnaire, une condensation (Zusammenziehen) du système nerveux. La partie ventrale prend l'aspect d'un ganglion sous-œsophagien, recouvert par le ganglion sus-œsophagien. La partie principale des ganglions des palpes, située latéralement par rapport à l'œsophage, forme une sorte de commissure entre les masses sus- et sous-œsophagiennes. La masse sus-œsophagienne, primitivement limitée à la face dorsale de l'embryon, s'en éloigne sur les côtés, et finalement tout le système nerveux apparaît sous la forme d'une masse percée d'avant en arrière par le tube digestif.

En étudiant le cerveau d'*Argas* et d'*Ixodes* sur des coupes en séries, j'ai pu confirmer cette disposition. Malgré la condensation des ganglions nerveux, on peut encore différencier les ganglions sus-œsophagiens et les ganglions correspondant à chaque paire de pattes (fig. 19 à 22). Les ganglions cérébroïdes sont relativement plus petits, par rapport au cerveau, chez les *Ixodes* que chez la plupart des autres *Arthropodes;* ils sont situés dans la partie antérieure et dorsale du système nerveux.

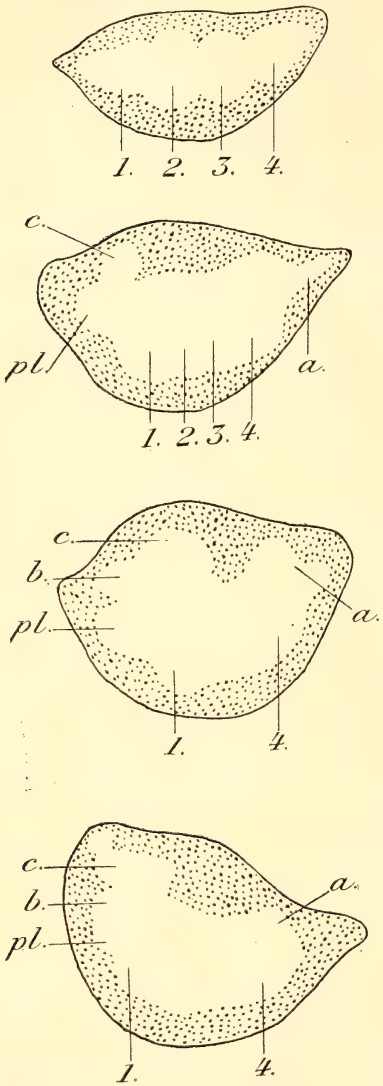


Fig. 19 à 22. — Coupes sagittales demi-schématiques du cerveau d'*Ixodes hexagonus* ♀ montrant les divers ganglions nerveux, *c* ganglion cérébroïde, *b* ganglion des chélicères, *pl* ganglions des palpes, *1*, *2*, *3*, *4*, ganglions des 1re, 2e, 3e, 4e paires de pattes, *a* ganglions abdominaux (gr. 120).

Des ganglions cérébroïdes partent des nerfs se rendant aux organes des sens; ces nerfs sont très fins et difficilement visibles, les plus importants sont les nerfs optiques et ceux qui vont innerver l'aire poreuse, organe sensitif propre aux femelles.

Le nerf de l'aire poreuse sort du cerveau dans la région latéro-antérieure auprès du ganglion cérébroïde; il se dirige directement en avant, longe extérieurement les gaines des chélicères, et se relève pour s'étaler en éventail au-dessous de l'aire poreuse (pl. II, fig. 7 et pl. III, fig. 17).

Les yeux existent dans un certain nombre de genres de la

famille des *Ixodidæ ;* chez ces derniers le cerveau présente latéralement une région différenciée constituant un ganglion optique. Le ganglion optique a été étudié par Saint-Rémy [1889], chez les *Aranéides* et quelques *Arthrogastres (Phalangides* et *Scorpionides)*, mais il n'a pas encore été signalé chez les *Ixodidæ*.

En suivant le nerf optique à sa sortie des cellules rétiniennes, j'ai constaté que ce nerf longe la paroi dorsale du

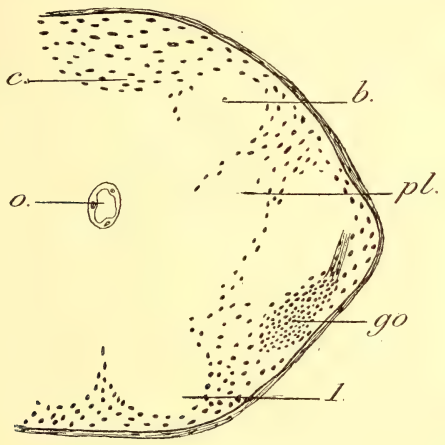


Fig. 23. — Coupe frontale dans la région antérieure du cerveau d'*Hyalomma syriacum* ♂ *o* œsophage, *go* ganglion optique, les autres lettres comme aux figures précédentes (gr. 165).

corps, immédiatement au-dessous de l'hypoderme, jusque vers le milieu du corps de l'animal ; là, il s'infléchit brusquement et descend pour rejoindre directement le cerveau.

Les fibres nerveuses sont groupées en un faisceau qui s'enfonce dans la région latéro-antérieure du cerveau, traversent partiellement cet organe, et viennent s'étaler sur une région différenciée en ganglion optique (fig. 23).

Le ganglion optique est caractérisé par un amas très serré de petits noyaux ganglionnaires situé tout au voisinage des ganglions des palpes. Le ganglion optique des *Ixodidæ* montre une structure beaucoup plus simple que celle des *Aranéides*, des *Phalangides* et des *Scorpionides*. On sait, en effet, que,

dans ces derniers groupes, le ganglion optique présente deux centres différents correspondant aux deux sortes d'yeux de ces animaux.

Par rapport aux Insectes, il est à peu près impossible d'homologuer les ganglions optiques de ces derniers (ganglions des ocelles et ganglions des yeux composés) avec ceux des Arthrogastres et, à plus forte raison, avec ceux des Acariens, à cause des différences de structure très considérables qu'ils pré-

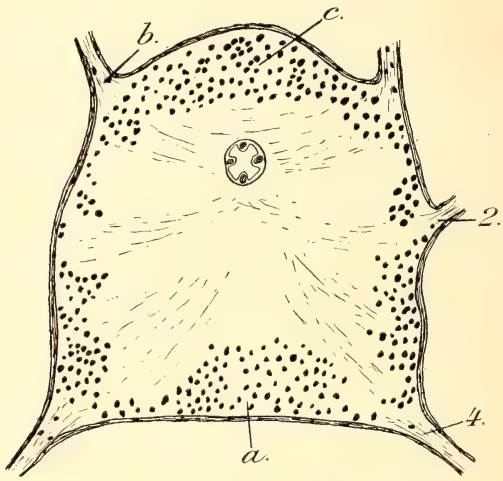


Fig. 24. — Coupe frontale dans la région médiane du cerveau d'*Ixodes hexagonus* ♀. Mêmes lettres qu'aux figures précédentes (gr. 165).

sentent, et aussi par suite du manque de données que l'on possède sur leurs rôles physiologiques.

Le ganglion optique fait défaut chez les *Ixodinæ* aveugles et chez les *Argasinæ*, sauf, probablement, chez les *Ornithodoros*, qui ont des yeux (je n'ai pu me procurer ces derniers pour les étudier).

Les ganglions des chélicères et les ganglions des palpes, constituant les deux premiers ganglions thoraciques, entourent étroitement les ganglions cérébroïdes, se trouvent situés en partie au-dessus de l'œsophage et forment ainsi une sorte de commissure péri-œsophagienne (fig. 24, 25 et 26). Cette dispo-

sition rappelle beaucoup celle qui a été décrite par Schaub

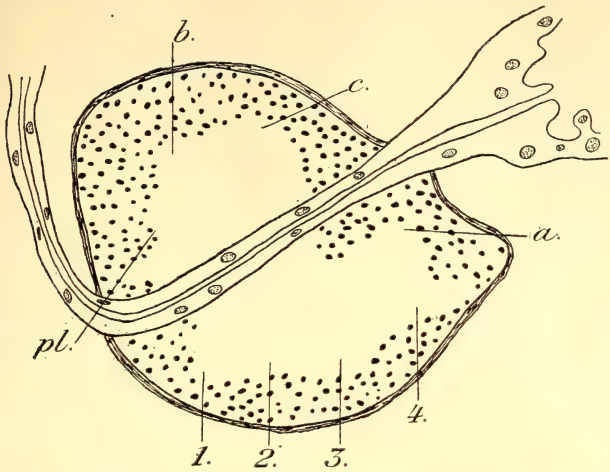


Fig. 25. — Coupe sagittale du cerveau d'*Ixodes hexagonus* ♀. Mêmes lettres qu'aux figures précédentes (gr. 165).

[1888] et par Michael [1895 et 1896 *(b)*], chez les *Acariens prostigmatiques.*

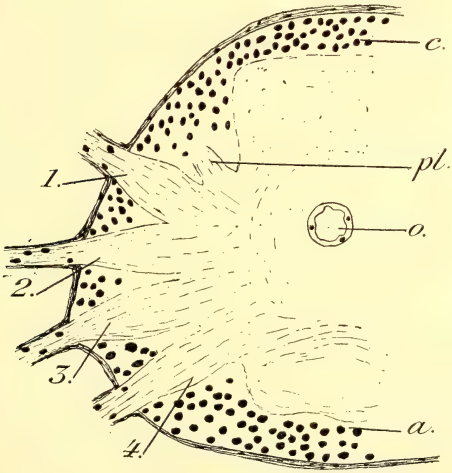


Fig. 26. — Coupe frontale dans la région médiane du cerveau d'*Argas reflexus.* Mêmes lettres qu'aux figures précédentes (gr. 120).

Les quatre ganglions des pattes (fig. 25 et 26) sont situés vers la face ventrale de l'œsophage ; de chacun de ces ganglions

sort un nerf important qui se rend à chacune des pattes, en émettant latéralement quelques fibres qui vont innerver les téguments et la région des stigmates.

Les ganglions abdominaux entièrement fusionnés ne se laissent pas distinguer les uns des autres ; ils occupent la partie tout à fait postérieure du cerveau et forment une masse relativement très faible par rapport aux autres ganglions. Les noyaux ganglionnaires y sont abondants et en occupent la majeure partie. De ces ganglions abdominaux partent quatre groupes de nerfs très fins qui se rendent vers le tube digestif et les organes génitaux.

Au point de vue de l'histologie du système nerveux des Ixodes, j'ai très peu à dire, car sa structure ressemble beaucoup à celle de tous les Arthropodes et ne présente pas de particularité remarquable.

Le cerveau est constitué par une masse centrale formée d'un lacis de très fines fibrilles qui donnent à la coupe un aspect ponctué, d'où le nom de *substance ponctuée (Punktsubstanz)* qu'on lui a donné. Cette substance médullaire, qui fixe uniquement les colorants protoplasmiques, est traversée par des fibrilles nerveuses qui réunissent entre eux les ganglions droits et gauches, formant des commissures intra-médullaires, comme cela s'observe dans tous les systèmes nerveux des Arthropodes.

La substance ponctuée est entourée, à la périphérie, d'une zone assez importante de cellules nerveuses ganglionnaires très colorables par l'hémalum et l'hématoxyline. La zone des cellules ganglionnaires, loin d'être nettement limitée du côté interne, se prolonge dans la substance ponctuée, autour de l'origine de chacun des principaux nerfs et délimite ainsi les différents ganglions nerveux.

Les noyaux ganglionnaires des ganglions abdominaux sont légèrement plus gros que les autres et moins denses. Ces cellules ganglionnaires, assez nombreuses autour du nerf, à sa sortie du cerveau, deviennent de plus en plus rares au fur et à

mesure que l'on s'éloigne de la masse cérébrale. Je rappelle ici que les noyaux ganglionnaires du ganglion optique sont beaucoup plus petits et beaucoup plus serrés que ceux de tous les autres ganglions.

Enfin, les nerfs prennent naissance dans la substance ponctuée, où on peut suivre, pendant un certain temps, le trajet de leurs fibrilles constitutives (fig. 24 et 26).

Le système nerveux est entouré, dans son ensemble, d'un névrilème d'épaisseur moyenne, à aspect lamelleux, intimement appliqué sur le cerveau. Cette couche se continue le long des nerfs pour constituer une gaine conjonctive à la substance nerveuse qui y est contenue.

On sait que la partie essentiellement nerveuse des nerfs des Arthropodes, comme l'a montré Nansen [1886], est formée d'une substance liquide. Il est infiniment probable que cette constitution histologique du nerf se retrouve chez les Ixodes, mais je n'ai pu l'observer par suite de la trop grande finesse de ces conduits nerveux.

Dans son ensemble, la constitution histologique du système nerveux des *Ixodidæ* n'offre donc pas de particularités bien grandes et elle se rapproche beaucoup de celle des centres nerveux des autres Arthropodes trachéates.

Résumé. — Le système nerveux est condensé en une seule masse à peu près sphérique, traversée d'avant en arrière par l'œsophage.

Par sa structure générale, le cerveau des *Ixodidæ* rappelle celui des Acariens les plus élevés en organisation et atteint la condensation maximum que l'on connaisse chez les Arthropodes trachéates.

L'étude des coupes confirme les données embryologiques, à savoir que le cerveau comprend onze ganglions :

Un ganglion cérébroïde ;

Six ganglions thoraciques , chélicères, palpes, pattes :

Quatre ganglions abdominaux.

Chez les *Ixodidæ* pourvus d'un œil, il existe un ganglion optique.

Le système nerveux central est formé, comme chez tous les Arthropodes, d'une substance ponctuée centrale entourée de cellules ganglionnaires; enfin, l'ensemble du système nerveux et des nerfs est enveloppé d'une couche de névrilème.

CHAPITRE IV

ORGANES DES SENS

En dehors de la sensibilité générale et des poils tactiles répartis sur tout le corps, les pattes et les palpes, les organes des sens proprement dits sont au nombre de trois :

L'organe de Haller ;
L'aire poreuse ;
L'œil.

J'ai indiqué dans une note préliminaire [1906 *(a)*] la fonction sensorielle de l'aire poreuse ; il n'existait auparavant aucun travail sur cet organe dont on ne connaissait ni la valeur morphologique, ni le rôle physiologique. Certains auteurs avaient simplement émis l'hypothèse que l'aire poreuse, organe propre aux femelles des *Ixodinæ* et toujours constant, pourrait être une simple impression musculaire en rapport fonctionnel avec les pièces buccales ou avec la ponte.

J'ai décrit également, dans la même note, la structure et l'histologie des organes visuels ; les yeux étaient connus depuis longtemps, mais ils n'avaient pas été étudiés.

Organe de Haller. — L'organe de Haller a été décrit par cet auteur comme organe auditif (Gehörorgan). Il est constitué, d'après Haller [1881], par deux fossettes situées à l'extrémité de la première paire de pattes et comprises entre deux touffes de poils. De ces deux fossettes, la première est de forme ronde et assez petite, la seconde, plus grande, de forme triangulaire, se trouve plus rapprochée de l'extrémité de

la patte. Dans l'intérieur de ces deux fossettes, Haller a représenté des poils et des otocystes rappelant les organes auditifs des Crustacés. Il reconnaît que cette étude est à reprendre, car il n'a pas eu de matériaux frais et son dessin est fait d'après une préparation qui lui a été communiquée.

Martin Joanny [1895] n'ajoute rien à cette description si ce n'est qu'il signale trois vésicules ; Birula [1895] décrit ainsi la vésicule auditive : « Tarsorum I vesica auditiva ovata pilis internis distinctis ; ante ac pone vesicam margine externo allis chitineis praedito, quorum apicalis (anticum) a latere tarsi visu, minore coniformi apice vix dilatato, basilis (posticum) pendonculato (pedonculo brevi ac crasso) et ad apicem capiti. »

Wagner [1894] décrit à nouveau cet organe chez la larve au moment de son éclosion, il rectifie certains points d'anatomie et indique sommairement des cellules qu'il considère comme nerveuses, appliquées contre la fossette, mais il n'a pu voir leur relation avec le nerf de la patte.

L'organe de Haller que j'ai étudié, par des coupes longitudinales minces à la paraffine, diffère par plusieurs points des figures que Haller a données de ce prétendu organe auditif et que Lahille considère comme un organe d'olfaction.

Comme Birula l'indique, l'organe comprend une seule fossette protégée en avant par un épaississement chitineux en forme de cylindre aplati, et en arrière par un épaississement (fossette ronde de Haller) sphérique, pédonculé. Contre cette fossette viennent s'appuyer de grandes cellules sensitives (pl. II, fig. 13) en relation avec le nerf de la patte. Ces cellules nerveuses sont appliquées directement contre la couche de chitine qui limite la fossette, et sont en relation avec un grand nombre de poils enfermés dans l'intérieur de cette cavité. La fossette est partiellement fermée par un repli de la chitine, mais reste en relation avec l'extérieur par une petite ouverture.

Je n'ai trouvé aucun otocyste, ni dans la partie supérieure de cette chambre ni entre les poils. Ce que Haller avait pris pour des otocystes n'étaient très vraisemblablement que des

grains de poussière qui avaient pu s'introduire par l'ouverture, mais qui, par leur forme essentiellement variable, ne constituaient pas par cela même des otocystes.

L'organe de Haller ainsi décrit est propre aux *Ixodinæ ;* sa forme générale est constante dans tous les genres que j'ai étudiés et probablement aussi dans toute la famille. Il ne présente que de très faibles variations dans les dimensions de la fossette et dans les deux piliers qui la limitent en avant et en arrière.

Chez les *Argasinæ*, on trouve également un organe sensitif à l'extrémité de la première paire de pattes, mais il est assez différent de celui des *Ixodinæ*.

Cet organe (fig. 27) comprend une seule fossette, garnie de poils sensitifs, contre laquelle viennent également s'appliquer des cellules nerveuses. Cette fossette est de dimension plus petite que chez les *Ixodinæ* et ne possède pas de couvercle ; les piliers chitineux qui existent chez les *Ixodinæ* manquent ici.

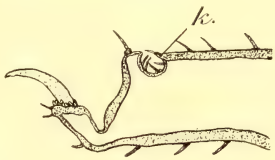


Fig. 27. — Extrémité de la patte antérieure d'*Argas reflexus* avec la fossette de Haller *k* (gr. 60).

Je considère cet organe comme analogue dans les deux familles, mais comme plus primitif chez les *Argasinæ*.

Des organes analogues à celui décrit par Haller sont connus chez un certain nombre d'autres Arthropodes. Henking [1882] chez les *Trombidium*, Sig Thor [1903] chez les *Rhyncholophus* et chez les *Erythræus* ont signalé l'existence de poils et de cellules sensitives dans le dernier article de la première paire de pattes de ces Acariens.

Aire poreuse. — On sait que l'aire poreuse est un organe spécial au groupe des Ixodes, et qu'on ne le trouve que chez les *Ixodinæ* femelles ; il manque chez les *Argasinæ*. Il est constitué par deux fossettes symétriques à ponctuations très

fines *(areæ porosæ)* situées à la face dorsale de la base du rostre de chaque côté de la ligne médiane.

En ce point, la chitine est percée d'une très grande quantité d'ouvertures circulaires, donnant à l'organe l'aspect d'une passoire; ces ouvertures mesurent de 4 à 5 μ de diamètre sur 30 μ de longueur.

A chaque ouverture correspond une cellule nerveuse qui est le prolongement d'une des fibres du nerf aboutissant à l'aire poreuse (pl. II, fig. 7, et pl. III, fig. 17). La cellule nerveuse est de forme ovoïde, montre un noyau central, et se rétrécit graduellement à sa partie périphérique pour se terminer par un court bâtonnet, qui, sur mes préparations, ne s'engage que très faiblement dans la lumière des pores.

Chez l'animal vivant, il est possible que ces cellules nerveuses pénètrent plus avant dans les ouvertures de l'aire poreuse, et que ce soit l'action des réactifs fixateurs qui les fasse se contracter.

Il n'y a ni membrane cellulaire, ni pellicule chitineuse pour protéger les cellules nerveuses, mais fréquemment les pores sont plus ou moins obstrués par des poussières.

Le nerf sensitif s'étale largement en éventail pour couvrir toute la face interne de l'organe, et se réunit en un faisceau de fibrilles nerveuses qui se laissent assez facilement dissocier au microscope. La figure que j'ai représentée (pl. II, fig. 7) est celle d'une coupe sagittale passant par le milieu de l'aire poreuse.

Tout près du nerf et un peu au-dessous de lui, on remarque un grand nombre de cellules des glandes salivaires qui envahissent toute la région céphalique.

L'aire poreuse est un organe spécial aux Ixodes ; il n'est, à ma connaissance, signalé dans aucun autre groupe d'*Acariens*, ni d'*Arachnides ;* par sa structure, il rappelle un peu les organes lyriformes des *Arachnides*, le peigne des *Scorpionides*, les raquettes coxales et l'organe sensoriel des palpes et de la première paire de pattes des *Galeodes* (Gaubert, 1892, Dahl,

1885). Mais l'aire poreuse diffère de ces organes sensoriels énigmatiques par sa position céphalique et par l'absence de chitine recouvrant les terminaisons nerveuses.

Œil. — L'œil n'est pas constant chez les *Ixodes;* on ne le trouve que dans les genres *Amblyomma, Hyalomma*, *Rhipicephalus*, *Dermacentor*, *Ornithodoros* (pars); les autres genres sont aveugles.

Les yeux, au nombre de deux, sont situés dans deux légères dépressions sur les côtés de l'écusson dorsal et font une faible saillie plus ou moins hémisphérique, de teinte plus claire et plus brillante que le fond de l'écusson.

L'œil comprend deux parties bien distinctes : l'une, épithéliale, formée par la lentille et le prolongement modifié de l'hypoderme ou corps vitré ; et l'autre, nerveuse, constituée par le nerf optique et les cellules rétiniennes (Schimkewitsch, 1884-1885).

Les yeux des *Ixodes* sont du type des yeux simples. La chitine qui forme la lentille oculaire est blanche, transparente et fortement bombée ; chez *Hyalomma syriacum,* elle mesure 100 μ de diamètre sur 150 μ d'épaisseur ; la courbure interne de la lentille est à plus court rayon que la courbure externe. Je n'ai pas trouvé la structure en lamelles concentriques décrite par Dujardin [1866] dans l'épaisseur de la lentille ; mais les stries perpendiculaires que Leydig [1855], Graber [1880] et Schimkewitsch [1884-1885] ont signalées et que Grenacher [1879] a niées, sont très nettement visibles. Ces stries sont même rendues plus apparentes grace à un pigment spécial, noir, contenu dans le cristallin. Ce pigment est surtout accumulé dans le tiers antérieur du cristallin et se prolonge par des traînées pigmentaires le long de ces stries ; celles-ci semblent converger vers un point commun situé en arrière de la lentille (pl. II, fig. 10).

Chez les Araignées, Schimkewitsch a constaté que la couche externe de la lentille, c'est-à-dire la cornée, ne se colore pas,

tandis que la couche profonde se colore ; chez les Ixodes, la lentille est simplement une modification de la chitine achromatique qui l'entoure ; elle a la même structure et reste indifférente à toute matière colorante ; la limite de séparation entre elle et le tectostracum de l'écusson est du reste assez mal délimitée. La partie tout à fait externe de la lentille est plus homogène que la partie profonde et ne présente pas de stries ; elle forme une région protectrice pour la lentille oculaire.

L'hypoderme se prolonge au-dessous du cristallin en s'amincissant pour constituer le corps vitré. Les cellules qui limitent le corps vitré sont plus hautes que les cellules hypodermiques avoisinantes et correspondent aux cellules pigmentées ou zone irisée « Irisartige Gürtel » de Leydig [1855] ; elles ont la même structure, mais je n'y ai constaté aucun pigment ; comme chez l'*Epeire*, elles sont incurvées et présentent leur face concave du côté de l'œil.

La partie proprement nerveuse est constituée par des cellules rétiniennes à noyaux post-bacillaires comme dans l'œil antérieur des Araignées (Grenacher, 1879). Je n'ai pu distinguer ni noyaux prébacillaires, ni noyaux médians, lesquels, d'après Graber [1880], seraient constants dans les cellules rétiniennes des *Arachnides*.

Les yeux des *Acariens* seraient donc, d'après les théories de Mark [1887] et de Parker [1887], des yeux nocturnes, analogues aux yeux des *Opilionides* et aux yeux postérieurs et antérieurs des *Araneides*. D'après ces auteurs, ces yeux nocturnes seraient des yeux plus primitifs que les yeux prénucléaires ou diurnes.

Les cellules rétiniennes sont ovoïdes et remarquablement grosses, 20 μ sur 30 μ ; elles sont, en revanche, peu nombreuses et il n'y a entre elles aucun pigment.

Le nerf optique est divisé en faisceaux par les cloisons du névrilème, mais il ne m'a pas été possible de constater si le névrilème se prolonge en avant des cellules rétiniennes pour donner la lame prérétinienne ; la région de l'œil entourée de

toutes parts par l'écusson dorsal est trop dure pour que l'on puisse obtenir de bonnes coupes à la paraffine ; j'ai dû étudier l'œil sur des coupes au collodion, mais celles-ci ne peuvent être assez minces pour qu'on puisse constater l'existence ou l'absence de la lame prérétinienne.

Les yeux des *Ixodidés* diffèrent des yeux des *Araneides* et des *Phalangides*, que j'ai examinés comme point de comparaison :

1° Par la très grande épaisseur de la lentille, et par suite, par la forte courbure de leur cristallin ;

2° Par la présence de pigment dans la lentille, pigment qui manque chez les *Arachnides* cités plus haut ;

3° Par l'absence de pigment entre les cellules rétiniennes et dans les cellules correspondant à la zone irisée, pigment qui constitue le tapis et qui donne un éclat tout particulier aux yeux des Arachnides en général ;

4° Par la grande dimension des cellules rétiniennes.

Chez les *Acariens*, les yeux ont été également signalés chez quelques *métastigmatiques* et chez plusieurs *prostigmatiques*. Dans la plupart des *prostigmatiques*, les yeux sont au nombre de deux paires et plus ou moins fusionnés entre eux. Dans quelques genres *Hydrachna*, *Thyas*, on a trouvé un cinquième œil impair.

D'après Schaub [1888] et Michael [1895], ces yeux paraissent construits sur un type très simple et se rapprocheraient beaucoup de ceux des *Ixodes* : ils sont constitués par une lentille biconvexe, du pigment et des cellules rétiniennes réunies au nerf optique.

Mue de l'œil. — J'ai observé dans la mue des yeux certaines particularités qui sont assez différentes de celles décrites par W. Wagner [1888] chez les Araignées. Cet auteur a remarqué que, vers l'époque qui précède immédiatement la mue, les cellules du corps vitré sont considérablement allongées du côté du cristallin de l'ancien tégument et sécrètent au-dessous de

lui une nouvelle lentille, couche par couche. Ce n'est qu'après le rejet du vieux tégument que se forme la région inférieure du cristallin sous un aspect tout à fait particulier : « Pendant que les couches de la partie supérieure du cristallin semblent présenter la continuation des couches de la cuticule, les couches de la partie inférieure sont parfaitement indépendantes et se trouvent en contact avec les cellules du corps vitré. »

Les choses ne se passent pas de même chez les *Ixodidés*. Les cellules du corps vitré ne changent pas de forme au moment de la mue ; lorsque le nouveau tégument est entièrement formé au-dessous de la chitine qui va être rejetée, le corps vitré n'a pas encore sécrété le nouveau cristallin (pl. II, fig. 11). Au moment où la chitine de l'ancien tégument, déjà détachée en plusieurs points de celle de la nouvelle formation, va se détacher, il n'existe au-dessus du corps vitré qu'une très mince couche chitineuse protectrice ; en même temps que le corps vitré sécrètera d'une façon homogène son cristallin, cette première couche sera refoulée au dehors et formera la cornée.

A aucun moment je n'ai pu constater de structure lamelleuse concentrique ; quant aux stries perpendiculaires, elles semblent se trouver dans le prolongement des séparations des cellules du corps vitré.

Poils sensitifs. — Parmi les poils sensitifs, je veux en citer un groupement spécial qui doit avoir un rôle particulier, probablement assez différent de celui que remplissent les poils disséminés sur les pattes et le corps.

A la base du premier article des palpes, se trouve un faisceau de poils remarquablement longs (fig. 28), incurvés en dedans et dirigés en avant en forme de balai. Ces poils, situés à la face inférieure des palpes, s'étendent jusque sur la ligne médiane du rostre.

Résumé. — Les organes des sens sont de quatre sortes : 1° L'*organe de Haller*, situé à l'extrémité de la première

paire de pattes, formé par une cupule avec des poils sensitifs ;

2° L'*aire poreuse*, située à la base du rostre sur la face dorsale et propre aux femelles seules des *Ixodinæ* adultes ; cet organe rappelle un peu les organes lyriformes des *Arthrogastres ;*

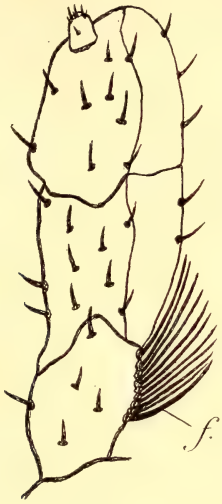


Fig. 28. — Poils sensitifs *f* en brosse à la face interne des palpes *Hyalomma ægyptium* ♀ (gr. 75).

3° L'*œil*, situé sur les côtés de l'écusson et qui n'existe que dans certains genres ; il est du type des yeux simples ;

4° Les *poils sensitifs*, répartis sur tout le corps, et particulièrement un groupement spécial de longs poils sensitifs en forme de balai à la face interne des palpes.

CHAPITRE V

APPAREIL RESPIRATOIRE

Les positions qu'occupent les ouvertures des trachées sont l'un des principaux caractères servant à la classification des Acariens. Kramer et Canestrini, puis Michael et Troussart ont divisé les Acariens en *Astigmates*, *Métastigmates* et *Prostigmates* suivant l'absence ou la position des stigmates.

Chez les *Métastigmates (Oribatidæ*, *Gamasidæ*, *Ixodidæ)*, les orifices respiratoires s'ouvrent à la base des pattes, et en particulier chez les *Ixodidæ*, vers la base des hanches de la quatrième paire de pattes. Les trachées sont arborescentes, ramifiées et pourvues d'un filament spiral chitineux comme chez les *Insectes*, les *Araignées*, les *Phalangides*, etc. (Winckler, 1888 *(a)*, Michael, 1883-1887). Au contraire, chez les *Prostigmates*, les troncs trachéens s'ouvrent vers les pièces buccales; les trachées sont fines et ne se ramifient pas après leur sortie des troncs principaux. Ces derniers sont seuls pourvus d'un filament spiral, tandis que les fines trachées n'en ont pas (Sig Thor 1903).

Chez les *Ixodidæ* les trachées débouchent extérieurement par une ouverture semi-circulaire ou stigmate, entourée d'un large cadre chitineux rigide, montrant une très belle et très nette ornementation ; l'ensemble de cet appareil a reçu le nom de péritrème.

Tous les auteurs qui se sont occupés des *Ixodidæ* ont donné des figures plus ou moins schématiques du péritrème ; mais la plupart de celles-ci ne sont pas suffisamment claires ;

aussi ai-je représenté à nouveau cette plaque stigmatique pour faciliter l'intelligence des coupes, et pour permettre de la comparer à celle des *Argasinæ*.

Le péritrème a l'aspect général d'une coupe à bords légère-

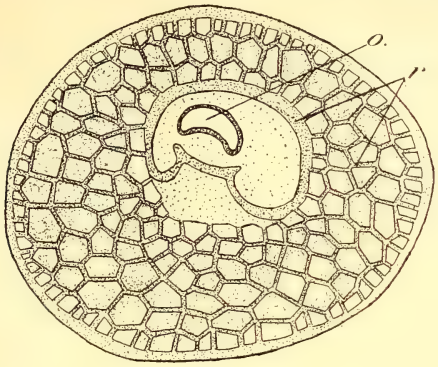


Fig. 29. — Péritrème d'*Ixodes hexagonus* ♀ *o* ouverture du péritrème, *r* réseau et cadre chitineux (gr. 120).

ment relevés (fig. 29). Il est constitué entièrement par de la chitine achromatique et se trouve enchâssé dans les téguments mous de l'animal. Sa structure est assez complexe.

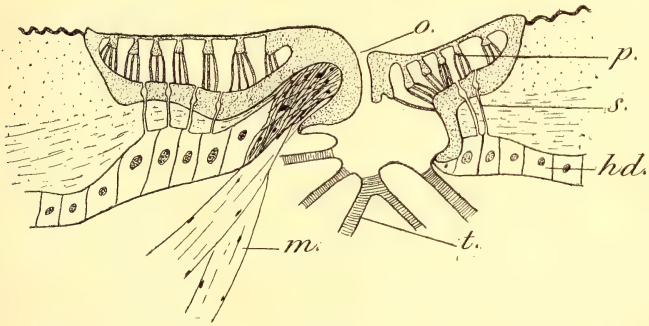


Fig. 30. — Coupe du péritrème d'*Ixodes hexagonus* ♀ *o* ouverture du péritrème, *t* trachées, *p* piliers du péritrème, *s* prolongement des cellules hypodermiques dans le péritrème, *m* muscles du péritrème (gr. 120).

Il se présente en coupe comme constitué par une très mince membrane chitineuse (fig. 30), qui recouvre la partie superficielle de l'organe. Cette membrane est renforcée par des nervures d'où partent des séries de petites colonnettes minces et

flexibles, qui rattachent la membrane externe à une plaque de chitine épaisse formant la base de l'organe. Cette plaque inférieure est assez régulièrement ondulée, principalement sur les bords du péritrème. Aux convexités des ondulations, correspondent les colonnettes ; et au fond des concavités viennent s'ouvrir de fins canaux contenant un prolongement protoplasmique des cellules de l'hypoderme.

D'après Batelli [1891], la membrane chitineuse supérieure serait perforée au-dessus de chaque canalicule hypodermique ; j'ai au contraire trouvé cette membrane parfaitement continue et sans ouverture.

Les bords de l'ouverture du stigmate sont renforcés d'un côté par un épaississement demi-circulaire constituant une forte nervure. De l'autre côté, la chitine se replie sur elle-même formant ainsi une boucle, dans la cavité de laquelle vient s'insérer le tendon des muscles stigmatiques.

Vu en plan, le péritrème présente une ornementation réticulaire correspondant à la répartition des nervures. Celles-ci déterminent sur les bords de l'organe une rangée de petits rectangles allongés dans le sens radial, tandis que dans la partie centrale elles affectent une disposition polygonale.

Chez les *Argasinæ*, le péritrème est beaucoup plus petit, et assez difficilement visible. Il offre un aspect régulièrement ponctué (fig. 31) ; on ne trouve pas de nervures, et les colonnettes sont réparties uniformément (fig. 32) sur toute la surface de la plaque supérieure du péritrème.

Le péritrème est un appareil régulateur de l'entrée de l'air ; les deux bords semi-circulaires de l'ouverture des stigmates s'écartent ou se rapprochent par le jeu des muscles stigmatiques, chez les *Ixodes*, et aussi par les flexions du corps, chez les *Argas*.

Quelle est la signification morphologique du péritrème ? Batelli [1891] croit y voir une colonie de poils : « *vera e propria colonia di peli* » qui se seraient soudés entre eux pour constituer la plaque stigmatique.

Quant à sa fonction physiologique, plusieurs hypothèses ont été émises. Lyonnet [1829] pensait que ce pourrait être un œil; d'autres auteurs, tels que Cuvier, Dumeril, etc. croyaient que les stigmates étaient le siège de l'odorat. Batelli suppose que le péritrème correspond à un organe sensitif; mais n'ayant pas vu de nerfs importants dans cette région, il prèfère ne pas conclure. Nordenskiold [1906 (*a*)] admet que les prolongements des cellules hypodermiques dans l'épaisseur de la plaque stigmatique jouent un rôle de cellules sensitives et que probablement ils sont des organes olfactifs. Cette région n'étant pas particulièrement innervée, je ne vois pas de motif pour supposer que le péritrème soit le siège d'un organe des sens.

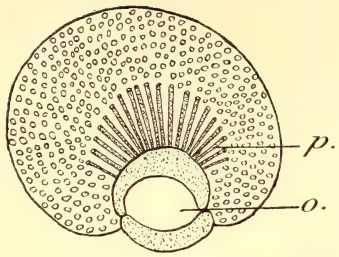


Fig. 31. — Péritrème d'*Argas reflexus*, *o* ouverture du péritrème, *p* piliers chitineux (gr. 350)

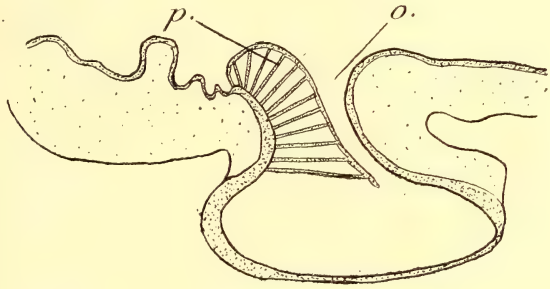


Fig. 32. — Coupe du péritrème d'*Argas reflexus*. Mêmes lettres qu'à la figure précédente (gr. 350).

Au-dessous du péritrème se trouve une large cavité de forme irrégulière d'où partent les troncs trachéens. Pagenstecher [1861] a suivi les trachées sur une grande partie de leur parcours, il signale des commissures entre les trachées d'un même tronc et entre celles des deux stigmates. Ces commissures entre les troncs des deux stigmates se feraient au-dessus de l'orifice génital; je n'ai pas pu les retrouver, mais je n'ose toutefois assurer que cette réunion n'a pas lieu.

Quoi qu'il en soit, j'ai reconnu que les troncs trachéens forment trois groupes principaux :

1° Des troncs trachéens dirigés vers la partie postérieure du corps entre les cæcums digestifs.

2° Une série de trachées partant perpendiculairement à la surface des téguments, se rendant vers le milieu du corps et se ramifiant autour des organes génitaux et des centres nerveux.

3° Des troncs trachéens se dirigeant vers la région antérieure et se ramifiant entre les glandes salivaires.

Les trachées sont revêtues d'un épithélium mince à noyaux aplatis ; le fil spiral est très ténu et les spirales très rapprochées les unes des autres (fig. 33). Par leur structure, les trachées ressemblent beaucoup aux tubes de sortie des glandes salivaires ; toutefois elles se distinguent de ces tubes par leur épithélium plus bas et par le fil spiral qui est beaucoup plus fin, plus serré et plus régulier ; (cf. les figures 33 et 42).

Fig. 33. — Trachée (gr. 450).

Les mouvements respiratoires sont assez faciles à observer surtout chez une femelle à demi gorgée de sang. Pagenstecher avait déjà signalé les contractions rythmiques des muscles faisant apparaître successivement les lignes d'impression musculaires, comme étant le mécanisme respiratoire. Cet auteur pense, et je me range à son opinion, que ces alternatives de contractions et de relâchements des téguments servent à aspirer et à refouler l'air dans les tubes trachéens, comme cela a lieu dans l'abdomen des Insectes.

Il s'élève au sujet des trachées une question importante : Les trachées des Arachnides sont-elles ou non homologues à celles des Insectes ? Cette question a été très discutée et résolue de diverses manières par les auteurs.

Si on compare les trachées des différents Arthropodes on reconnaît qu'elles ont toutes la même structure : une couche cellulaire sécrétant une membrane chitineuse qui possède généralement des épaississements spiralés.

Leuckart avait cru que l'absence ou la présence d'un filament spiral et d'anastomoses des trachées entre elles étaient des caractères importants ; mais Lamy [1902] a montré qu'ils n'avaient pas de valeur. Le filament spiral n'est, en effet, qu'un appareil de soutien et sert à maintenir le tube ouvert ; les épaississements chitineux des tubes salivaires des Ixodes en sont une preuve et répondent à une nécessité mécanique.

L'homologation des trachées des *Arachnides* avec celles des autres Trachéates a été discutée par plusieurs auteurs. Wagner [1895] considère les trachées des *Arachnides* comme dérivant des branchies de la *Limule*, tandis que les trachées des *Insectes* proviendraient, comme les glandes cutanées, d'invaginations ectodermiques. Cette théorie n'a pas été admise, et les auteurs ont été amenés à considérer que les trachées des *Pseudoscorpionides*, des *Phalangides*, des *Acariens*, les trachées thoraciques des *Galeodes*, avaient la même origine que les trachées des *Insectes*.

Wagner voyait dans la position des stigmates un caractère important pour la justification de son hypothèse ; mais la position de ces stigmates varie beaucoup, même dans un s eu groupe ; les Acariens en sont une preuve.

Il ressort finalement des recherches faites sur cette question que, sauf pour les *Araneides* (Lamy), l'appareil respiratoire de tous les *Trachéates* a une même origine ectodermique par invagination des téguments, et qu'on peut homologuer leurs trachées comme structure et comme fonction.

Lamy conclut de la façon suivante :

« D'ailleurs, l'hypothèse de l'homologie des poumons des Arachnides avec les branchies des Pœcilipodes repose sur la tendance qu'on a eue à admettre que, parce que un animal A paraissait dériver d'un animal B ou, pour parler plus exactement, parce que A et B semblaient avoir un ancêtre commun C, il fallait forcément que leurs organes respiratoires fussent les modifications d'un même appareil. En vertu de ce raisonnement, parce qu'on admet que les Arachnides descendent

d'une forme voisine de la Limule, comme celle-ci qui vit dans l'eau a des branchies, il faut que les poumons ou les trachées de ceux-là, qui vivent dans l'air, dérivent de ces branchies. Ainsi, trouvant des poumons chez les Scorpions, des trachées chez les Araneides, des branchies chez les Limules, on a conclu à l'identification de ces trois sortes d'organes.

« Il est plus plausible d'accepter que les besoins respiratoires, qu'entraînait une vie terrestre, ont nécessité le développement d'invaginations qui ont pris une forme, soit lamellaire (poumon), soit tubulaire (trachées) sans qu'il y ait à tenir compte de ce qui avait pu se produire chez des ancêtres placés dans d'autres conditions de milieu. »

Résumé. — L'appareil respiratoire s'ouvre extérieurement de chaque côté du corps par un stigmate situé vers la quatrième paire de pattes. Le stigmate est entouré d'un cadre chitineux à structure assez complexe, appelé péritrème.

Au-dessous du stigmate se trouve une large chambre, d'où partent trois groupes principaux de trachées. Les trachées sont munies d'un fil spiral très fin et très serré.

Le péritrème est beaucoup plus simple comme structure chez les *Argasinæ* que chez les *Ixodinæ*.

CHAPITRE VI

GLANDES SALIVAIRES ET VENIMEUSES

On sait que les glandes salivaires des *Ixodes* sont disposées en deux grappes volumineuses situées de chaque côté du corps et s'étendant jusqu'à la hauteur des stigmates.

Cette disposition n'est pas constante dans le groupe des Acariens. En général, chez les *Métastigmates*, les glandes salivaires sont très réduites ; il n'existe pas de glandes salivaires proprement dites chez les *Oribatidæ ;* chez les *Gamasidæ* Winckler [1888 *(a)*] et Michael [1892 *(b)*] ont signalé une très petite glande salivaire à fonction mal connue ; les *Uropodidæ* sont probablement dépourvus de glandes salivaires, Michael n'en fait pas mention. Chez les *Prostigmates* au contraire, les glandes salivaires sont très développées ; Sig Thor [1903] en signale jusqu'à sept différentes, de position et de forme variées.

Chez les Acariens inférieurs *Tyroglyphides*, *Sarcoptides*, *Phytoptiaes*, les glandes salivaires sont peu développées et peut-être partiellement dégradées par le parasitisme ; Sig Thor les homologue aux glandes réniformes des *Prostigmates.*

Chez les *Ixodidæ* la forme en grappe des glandes salivaires est très constante. Siebold [1846] chez *Ixodes ricinus*, Leydig [1855] chez *Ixodes testudinis*, Heller [1858] chez *Argas persicus*, et Pagenstecher [1861 et 1862 *(b)*] chez *Ixodes ricinus* et *Argas reflexus* décrivent exactement la même forme en grappe de raisin et reconnaissent que les conduits des

glandes sont pourvus d'un fil spiral qui, à première vue, pourrait les faire prendre pour des trachées.

Heller signale deux formes différentes dans les alvéoles des glandes : les unes situées vers le dehors parfaitement rondes, à cellules claires, plus ou moins granuleuses, les autres plus en dedans, légèrement pédonculées en forme de poire, dont les cellules renferment un contenu foncé jaunâtre. Nous verrons plus loin que ces cellules piriformes sont tout à fait spéciales et diffèrent totalement par leur nature histologique des autres cellules glandulaires. Je les considère comme venimeuses, tandis que les autres seraient simplement salivaires.

Glandes salivaires. — Nordenskiold [1905] dans ses recherches histologiques sur les glandes salivaires distingue, dans chaque alvéole en forme de graine de raisin, deux sortes de cellules différentes ; les unes, placées vers l'embouchure du canal salivaire, rappellent les cellules à mucus des glandes à mucus des Vertébrés ; les autres, tapissant le fond de l'alvéole, sont analogues aux cellules à ferment.

Nordenskiold a également examiné les conduits salivaires formés par des cellules épithéliales, et rapporte le filament spiralé à l'épithélium et non à la cuticule interne.

J'ai retrouvé comme Nordenskiold, dans chaque alvéole glandulaire, deux types d'éléments cellulaires.

I. — ÉLÉMENTS CELLULAIRES TAPISSANT LE FOND DE L'ALVÉOLE

Si on considère une alvéole jeune n'ayant pas encore rempli sa fonction sécrétrice (fig. 34), on remarque que les cellules opposées à l'embouchure du canal sont plus volumineuses que les autres ; leur protoplasma se colore en bleu intense par le glychémalun, le bleu de toluidine, et fixe fortement les teintures au carmin. La structure intime du protoplasma possède, dans les cellules très jeunes, un aspect grossièrement granuleux qui, au fur et à mesure du développement, devient alvéolaire

(fig. 35). Dans ce réseau, on distingue des granulations irrégulières et des gouttes de sécrétion mal définies. Le noyau est fortement basophile, nettement granuleux, irrégulier, et il émet de très courts prolongements le long des mailles du réseau ; sa membrane est très peu distincte, peut-être même disparaît-elle au moment de l'activité sécrétrice ; en tous cas, les émissions nucléaires, si elles ont lieu, sont difficiles à observer, à cause de la nature basophile du cytoplasma.

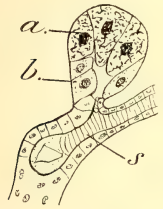


Fig. 34. — Glande salivaire jeune n'ayant pas encore sécrété, *Ixodes hexagonus*, *a* cellules du fond de l'alvéole, *b* cellules entourant le canal de la glande, *s* conduits salivaires (gr. 235).

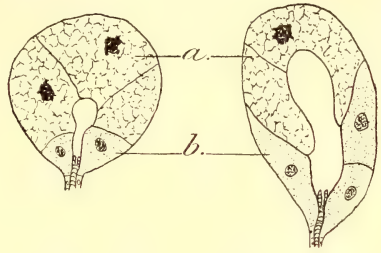


Fig. 35. — Deux glandes salivaires entièrement développées, *Ixodes hexagonus*. Mêmes lettres qu'à la figure précédente (gr. 235).

A mesure que la sécrétion s'effectue, ces cellules s'aplatissent et deviennent vacuolaires en perdant leur structure typique (fig. 36).

II. — ÉLÉMENTS CELLULAIRES SITUÉS AUTOUR DE L'EMBOUCHURE DU CANAL SALIVAIRE

Les cellules placées à la base de l'alvéole ont, pour les couleurs basiques, une affinité analogue, mais moins forte que celles déjà décrites.

Leur protoplasma est très finement granuleux, plus homogène que celui des cellules du fond de l'alvéole ; elles montrent un noyau à contour net. Ces éléments cellulaires sont plus petits que les précédents et ont une forme un peu allongée.

Les glandules salivaires jeunes sont souvent légèrement piri-

formes, et ne dépassent guère 60 à 70 μ de diamètre ; leurs cellules fortement gonflées et comprimées les unes contre les autres comblent la lumière de l'alvéole en ne laissant entre elles aucun interstice. Peu à peu, la glande augmente de volume, devient parfaitement ronde et atteint 100 à 160 μ ; ses cellules se vacuolisent, la lumière de la cavité centrale s'agrandit considérablement et finalement l'alvéole n'est plus tapissée que par des cellules flasques aplaties, montrant souvent des infléchissements en creux de la membrane cellulaire interne (fig. 36).

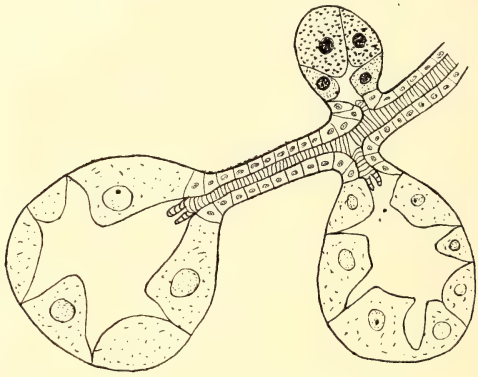


Fig. 36. — Extrémité d'un rameau d'une glande salivaire, avec une glande jeune et deux glandes épuisées, *Ixodes hexagonus* (gr. 235).

A cet état, les cellules de l'ouverture et celles du fond de l'alvéole ne présentent plus de différence histologique ; leur noyau devient plus régulier, gonflé, vésiculeux, moins colorable et il laisse apercevoir quelquefois un petit nucléole.

L'existence de ces deux éléments cellulaires dans une même glande (cellules du fond, et cellules de l'ouverture de l'alvéole) est assez fréquente dans les glandes des Arthropodes. Chez les *Hyménoptères*, Bordas [1897] a montré que les glandes à venin comprennent : un épithélium glandulaire (glande alcaline) et plusieurs assises de cellules (glande acide). Pacaud et Vigière [1906] ont reconnu dans les glandes salivaires antérieures des *Helix* (glandes de Nalepa) deux types de cellules : les unes éla-

borant du mucus (cellules mucocytes) ; les autres, des grains de ferments (cellules zymocytes). Chez les Vertébrés, on sait que les glandes gastriques des Mammifères (Benseley, 1898 et Cade, 1901), les capsules surrénales (Bonnamour, 1902), les glandes salivaires du Rat (Garnier, 1899) présentent également des éléments cellulaires différents, élaborant, les uns du mucus et les autres des ferments solubles, diastases et zymases.

Nous avons vu que le noyau présentait des différences d'affinité pour les colorants aux divers stades d'évolution de la cellule glandulaire. Launoy [1903] a observé les mêmes faits dans les éléments de la glande parotide de *Zamenis viridiflavus* et dans les glandes hépato-pancréatiques de divers Crabes ; il a montré que ces variations du noyau en chromatine coïncidaient avec les différentes modalités fonctionnelles de la cellule.

La participation de la chromatine dans les phénomènes de la sécrétion, par dissolution préalable dans le suc nucléaire, a été observée par la plupart des histologistes, surtout depuis les travaux de Platner [1886].

Regaud [1902], en étudiant les variations de la chromaticité des noyaux des cellules glandulaires, conclut que :

« 1° Les chromatines nucléaires sont morphologiquement et histologiquement multiples et variables.

« 2° Dans le même noyau, la chromatine présente des variations histochimiques successives.

« 3° Les variations quantitatives et qualitatives de la chromatine nucléaire, dans les cellules à fonction glandulaire, sont très vraisemblablement en rapport avec la participation du noyau au travail élaboratoire du protoplasma. »

Cette participation du noyau qui se traduit, soit par une dissolution suivie d'exosmose, soit par une dislocation du noyau, comme nous le verrons dans les glandes à venin, a pour résultat un appauvrissement progressif du noyau en chromatine. La difficulté que présente le noyau à fixer les matières colorantes dans les cellules ayant accompli leur rôle sécréteur, est le corollaire de cet appauvrissement.

Glandes à venin. — J'ai déjà dit que Heller, dans son anatomie de l'*Argas persicus*, avait décrit deux sortes de cellules salivaires, les unes rondes et grosses, les autres piriformes, deux fois et demie plus petites que les précédentes. La figure qu'en donne cet auteur est trop confuse pour que je puisse, à coup sûr, rapporter ces cellules à celles que j'ai observées et qui, jusqu'à présent, n'avaient pas été décrites.

Entre les glandules salivaires, on trouve, comme je l'ai déjà indiqué [1906 *(a)*], groupées par quatre à cinq, des cellules

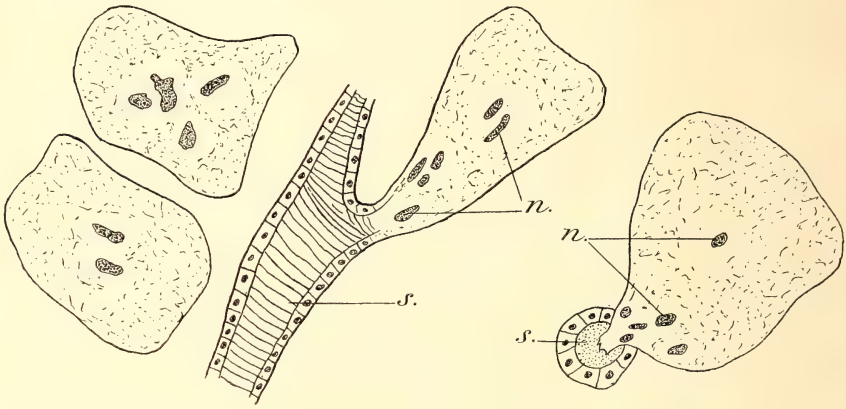


Fig. 37. Fig. 38.

Quatre glandes à venin de *Ixodes hexagonus* ♀ : *s* conduits des glandes salivaires, *n* noyaux (gr. 580).

allongées en forme de poire, qui se distinguent facilement des cellules précédemment décrites par leur affinité pour les couleurs acides : éosine, etc.

Ces éléments histologiques sont des glandes unicellulaires de 60 à 80 μ, qui débouchent dans les canaux des conduits salivaires par l'intermédiaire d'une courte ramification (fig. 37 et 38) ; ces glandes sont localisées uniquement sur les canaux principaux et jamais sur les fines ramifications.

Au centre de la cellule, on trouve un noyau volumineux qui présente une activité très grande pendant la sécrétion ; il émet des prolongements nombreux et irréguliers, surtout du

côté de l'ouverture de la glande (fig. 38), et se fractionne en granulations (fig. 39 et 40), qui sont entraînées vers la lumière du canal de sortie.

Le protoplasma de la glande est finement granuleux et

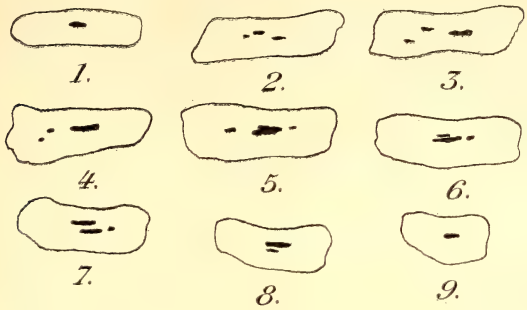


Fig. 39.

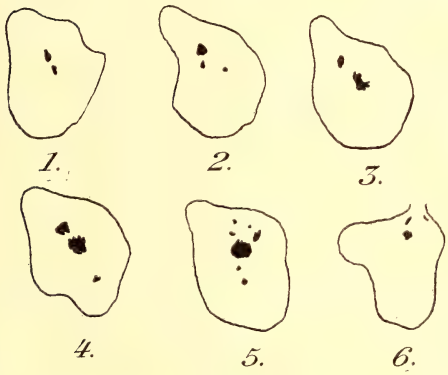


Fig. 40.

Coupes en série de deux cellules à venin montrant le fractionnement du noyau et les émissions nucléaires (gr. 235).

réticulé ; tout autour du noyau et des granulations nucléaires, le cytoplasme est moins dense et présente une zone hyaline diffuse, dont l'importance correspond à celle de la masse nucléaire qui y est contenue ; la substance nucléaire paraît réagir par diffusion sur le cytoplasme et modifier sa nature chimique.

Il est intéressant de remarquer que cette zone hyaline, qui est d'une constance et d'une netteté remarquable dans ces cellules venimeuses des *Ixodes*, se retrouve chez *Vipera aspis* et *Zamenis viridiflavus*, où Launoy [1902-1903] a signalé, dans le cytoplasme des cellules de la glande venimeuse, une zone hyaline réfringeante périnucléaire. Tout au contraire, ce même auteur a observé que le noyau était entouré d'un protoplasma condensé et granuleux dans les glandes à venin de *Buthus europeus* et de *Scolopendra morsitans*.

Faut-il voir dans ces différences cytoplasmiques une réaction particulière de la substance nucléaire sur le cytoplasme, ou une nature et une toxicité spéciales du venin élaboré?

Les émissions nucléaires, que j'ai observées dans ces cellules piriformes intercalées entre les glandes salivaires des *Ixodes*, sont analogues aux grains vénogènes et aux formations ergatoplasmiques observés, par Launoy [1903] et par Spiess [1904], dans les glandes venimeuses des *Reptiles*, des *Batraciens*, des *Scorpionides* et des *Myriapodes*.

La grande activité nucléaire de ces glandes unicellulaires des *Ixodes* m'a amené à les considérer comme des glandes à venin, avec émission de grains vénogènes. On sait, en effet, que le noyau intervient directement dans les sécrétions venimeuses et qu'il fournit au cytoplasme les éléments nécessaires à l'élaboration du venin.

Ces formations ergatoplasmiques ne sont pas seulement propres aux cellules des glandes venimeuses; Launoy les a observées dans les glandes gastriques de plusieurs Reptiles : grains zymogènes; également, Conte et Vaney [1902] les ont décrites chez *Opalina intestinalis*.

Cet apport de chromatine, introduit dans le cytoplasme, est un fait fréquent dans les cellules glandulaires, et amène très vraisemblablement l'élaboration d'une substance spéciale, venin ou zymaze, dans le protoplasma cellulaire.

Conduits excréteurs. — Les conduits excréteurs des

glandes salivaires sont, comme l'ont remarqué Heller et Pagenstecher, pourvus d'un fil spiral.

Les conduits sont formés de deux parties : du côté externe, une assise épithéliale composée de cellules plates granuleuses avec un petit noyau ; du côté interne, se trouve une très épaisse cuticule obstruant partiellement le conduit et laissant une ouverture dont les bords sont irrégulièrement déchiquetés. Nordenskiold [1905] rattache le filament spiral à la partie épithéliale ;

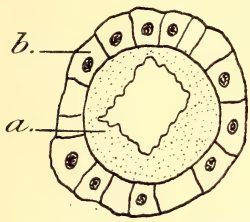


Fig. 41. — Coupe transversale dans un canal des glandes salivaires d'*Ixodes hexagonus*, *a* épaississement chitineux spiralé, *b* cellules épithéliales (gr. 900).

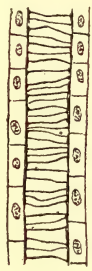


Fig. 42. — Coupe longitudinale d'un canal des glandes salivaires d'*Ixodes hexagonus* (gr. 450).

cette manière de voir ne me paraît pas exacte. Pour moi, le filament spiral est formé par la cuticule interne épaissie en bourrelet au contact des cellules épithéliales (fig. 41).

La cuticule et le filament se colorent faiblement par l'hémalun. Le filament est régulièrement enroulé dans les gros troncs des conduits et devient de plus en plus irrégulier, lorsqu'on s'avance vers les fines ramifications (fig. 42).

Les conduits s'ouvrent dans les alvéoles salivaires par un renflement constituant une sorte de soupape formée par le filament spiral de la cuticule. Nordenskiold considère ce « Klappen » comme régulateur de la sécrétion.

Dans les glandes à venin, je n'ai pas trouvé de soupape comme dans les glandes salivaires. Le filament spiral disparaît à la hauteur de la base des cellules venimeuses, et celles-ci déversent directement leurs produits dans le canal.

Les conduits salivaires se réunissent en deux gros troncs qui cheminent parallèlement au-dessous de l'œsophage; dans la région pharyngienne, ils se dirigent du côté dorsal jusqu'à la hauteur du pharynx et viennent se réunir latéralement à celui-ci dans la partie tout à fait antérieure (pl. III, fig. 15 et 16).

Résumé. — Les glandes salivaires sont formées :

1° De glandules essentiellement salivaires et pluricellulaires. Dans ces glandules, les cellules du fond de l'alvéole, à structure réticulaire, sont assez différentes des cellules entourant l'ouverture de la glandule; ces dernières, plus petites, ont une structure finement granuleuse.

2° De glandes unicellulaires (abondantes chez les *Argas)* situées sur les gros canaux : glandes à émissions nucléaires qui ont probablement un rôle venimeux.

Les glandes salivaires, situées de chaque côté du corps, débouchent dans la partie antérieure du rostre par des canaux présentant un fil spiral irrégulier qui diffère nettement de celui des trachées *(cf.* fig. 33 et fig. 42).

CHAPITRE VII

RELATIONS ENTRE LES ORGANES DIGESTIFS ET EXCRÉTEURS

Avant d'aborder l'étude du tube digestif, je dois chercher à résoudre la question des rapports entre cet organe et le rectum. Les auteurs ont émis des opinions tout à fait contradictoires au sujet de l'organe appelé rectum par les uns, vessie urinaire par les autres, et sur les prétendus rapports de cet organe avec l'estomac proprement dit et les cæcums digestifs.

Presque tous les auteurs qui se sont occupés de l'anatomie du groupe des *Ixodes*, Treviranus [1812], Leydig [1855], Heller [1858], Pagenstecher [1861 et 1862 *(b)*], Kersey [1872], Wagner [1894], Berlese [1896], Batelli [1891] et Nordenskiold [1905] admettent une communication entre le tube digestif proprement dit (estomac et ses cæcums) et le rectum où débouchent les tubes de Malpighi.

Mac Leod [1884] a retrouvé d'une façon positive une paire d'orifices latéraux entre l'intestin terminal et l'estomac, chez le *Trombidium;* chez l'*Argas*, il ne signale pas de communication, mais il trouve, dans le contenu de l'intestin terminal de cet Acarien, des granulations brun jaunâtres, semblables à celles qui remplissent en grande quantité la cavité stomacale. Mac Leod est nettement en contradiction avec Cronberg qui, dans son travail antérieur sur *Elais extendens* [1878] et sur *Trombidium* [1879], assure que le tube digestif n'a aucun rapport, ni avec les tubes de Malpighi, ni avec la vessie

rectale, cette dernière ne contenant que des granulations d'excrétion. Henking [1882], dans son mémoire sur le *Trombidium*, est d'accord avec cet auteur sur la position et le contenu de la vessie urinaire, et, comme lui ne trouve aucune communication entre l'estomac et le sac d'excrétion ; toutefois, il croit qu'il doit en exister une quelque part.

Michael [1895] dans son étude sur *Thyas petrophilus* ne signale dans le rectum *(hind-gut)* aucun bol alimentaire et ne trouve aucune communication avec l'estomac *(ventriculus)*. Le *hind-gut* s'est-il donc modifié pour devenir un organe exclusivement d'excrétion, sans communication avec l'intestin moyen *(mid-gut)*, ou ayant une communication si fine qu'elle n'a pu être découverte ; ou bien est-il un organe spécial tout à fait différent ? Schaub [1888] partage cette dernière opinion ; l'anus, tel qu'il est habituellement appelé, n'est pas un véritable anus ; cet auteur signale, d'autre part, chez *Hydrodroma*, l'existence d'un vrai rectum s'ouvrant par une ouverture plus antérieure qui serait le véritable anus et qui a également été observé par d'autres acarologistes.

Chez *Atax ypsilophorus* et *Atax bonzi* Girod [1889] ne trouve aucune communication entre l'estomac et l'extérieur ; cet auteur conclut de la manière suivante :

1° Absence d'un intestin terminal et d'un anus ;

2° Absence de cloaque commun au rectum et à l'organe excréteur ; ce dernier indépendant, s'ouvrant seul au dehors par un orifice spécial.

Brandes [1894], dans une courte note, s'étonne qu'on n'ait pas encore relevé une erreur importante, qui existe dans l'anatomie des *Ixodes*. Pour cet auteur, le tube digestif est un organe aveugle ; l'ouverture considérée comme anus n'est que l'ouverture d'une vésicule excrétrice plus ou moins remplie de concrétions ; cette vessie ne contient jamais de trace de sang, tandis que le tube digestif en est rempli. Telle est, également, la conclusion à laquelle arrive Wagner dans son travail sur l'embryologie des *Ixodes*.

Si, chez quelques *Métastigmates*, chez les *Tyroglyphides* et chez les *Phytoptides*, on retrouve les trois régions classiques qui constituent le tube digestif de la plupart des Arthropodes trachéates, Sig Thor [1903] a montré que chez tous les *Prostigmates*, y compris le genre *Hydryphantes*, l'intestin postérieur (rectum et anus) fait défaut. Cet auteur n'a jamais trouvé de communication directe entre l'organe excréteur et le tube digestif, celui-ci étant essentiellement un organe en cul-de-sac.

La non-existence d'un anus a encore été prouvée par Michael chez les *Panisus*, les *Molgus*, les *Bdella*, les *Scirus*, et par d'autres auteurs, chez presque tous les *Prostigmates*.

L'existence d'une ouverture plus antérieure, anus vrai, chez *Hydrodroma*, *Atax*, etc., est niée par Sig Thor : « Ce qui peut simuler une ouverture préanale n'est qu'un point situé entre les muscles sur la plaque anale. »

Les organes excréteurs et digestifs paraissent donc essentiellement séparés les uns des autres dans la plupart des Acariens, sauf dans quelques groupes inférieurs.

J'ai recherché si cette communication entre l'appareil digestif et l'appareil urinaire existait ou non chez les Ixodes.

En suivant, sur des coupes en série faites suivant le plan sagittal et suivant le plan frontal, les organes d'excrétion, d'une part, et les organes digestifs, d'autre part, je n'ai trouvé aucune espèce de communication entre ces deux appareils, quoiqu'ils soient étroitement accolés l'un à l'autre; l'épithélium de la vésicule excrétrice est tout à fait semblable à celui des tubes de Malpighi et ne présente aucune ouverture du côté interne.

Le tube digestif est constitué essentiellement par un œsophage et une série de diverticules ou cæcums aveugles qui, ainsi que l'œsophage, débouchent dans une poche centrale qu'on a appelée improprement un estomac. Le sang absorbé par l'animal est en totalité digéré et absorbé ; la matière nutritive passe par osmose à travers la paroi intestinale dans le liquide de la cavité générale, et les produits de déchet sont

rejetés au dehors après élaboration par les organes excréteurs et par la peau, comme nous le verrons plus loin.

Les tubes de Malpighi, qui serpentent dans la cavité générale entre les cæcums digestifs, se réunissent immédiatement en arrière de l'estomac; ils forment une poche assez volumineuse, qui est la vésicule excrétrice, et qui ne contient que des concrétions uriques, semblables à celles des tubes de Malpighi, et sans trace de bol alimentaire. Cette vésicule débouche extérieurement par une ouverture improprement appelée anus.

A l'appui de cette thèse, il y a encore un fait d'ordre embryologique à citer : l'appareil excréteur apparaît dans le développement embryonnaire sous forme d'une vésicule paire, comme l'a montré Wagner [1894]. Pendant le développement ultérieur, ces deux ébauches se réunissent et leurs extrémités libres s'allongent en avant pour donner les tubes de Malpighi.

J. Wagner [1895] résumant ses travaux et ceux de quelques-uns de ses prédécesseurs, sur l'origine embryologique de la vésicule excrétrice et des tubes de Malpighi chez les *Arachnides*, conclut que ces organes ont une même origine commune.

Chez les *Aranéides* et chez quelques Acariens inférieurs, *Tyroglyphides*, *Phytoptides*, la communication entre la vésicule et le rectum se fait dans des stades avancés du développement, tandis que chez les *Acariens prostigmatiques* cette réunion ne se fait pas.

Les *Ixodes* présentent un cas intermédiaire. Wagner [1904] a signalé, pendant le développement, la formation d'une petite excroissance postérieure de l'endoderme qui vient s'accoler contre la vésicule excrétrice.

J'ai trouvé, situé entre la poche centrale du tube digestif et la vésicule excrétrice, un amas cellulaire confus, riche en noyaux (fig. 43 et 44), qui réunit ces deux organes. Du côté du tube digestif, l'épithélium n'est nullement modifié; du côté de la vésicule, les cellules épithéliales sont moins nettement délimitées en profondeur.

Cette soudure entre les deux organes est très peu considérable

et n'intéresse qu'une très faible région du tube digestif et de la vésicule excrétrice. Si fines qu'aient été les coupes sagittales et transversales que j'ai obtenues dans cette région, je n'ai

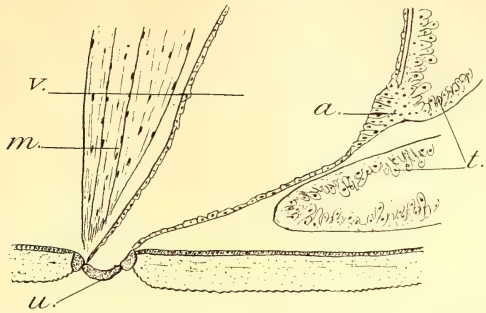


Fig. 43. — Coupe sagittale médiane dans la vésicule excrétrice de *Hyalomma ægyptium* ♀ : *v* vésicule excrétrice, *u* ouverture urinaire, *m* muscles dorso-ventraux, *t* tube digestif, *a* amas cellulaire réunissant la vésicule et le tube digestif (gr. 36).

jamais pu voir le plus faible conduit faisant communiquer le tube digestif avec la vésicule excrétrice.

Je considère cet amas cellulaire comme le reste d'une sou-

Fig. 44. — Coupe sagittale médiane dans la vésicule excrétrice de *Dermacentor reticulatus* ♂. Mêmes lettres qu'à la figure précédente (gr. 300).

dure plus importante qui devait exister chez les formes ancestrales d'où dérivent les *Ixodidæ* et, en général, tous les *Arachnides*. Chez certains d'entre ces derniers la communication s'est maintenue ; mais chez d'autres, l'organe n'étant

plus resté fonctionnel, par suite de la nature des aliments ingérés, s'est atrophié et la communication s'est obstruée : tel est le cas des *Ixodidæ*.

Ce serait, je crois, une erreur de considérer l'atrophie d'un organe tel que celui-là, comme une preuve de la plus ou moins grande évolution du groupe des Ixodes, car cette atrophie purement fonctionnelle, comme celle du cæcum chez les Mammifères carnivores, est due essentiellement au mode de nourriture.

Cette absence de communication entre l'intestin moyen et la partie postérieure, où débouchent les tubes de Malpighi, n'est pas un fait unique et propre aux *Acariens*. On sait, en effet, que chez les larves de beaucoup d'*Insectes*, telles que les larves d'*Apides*, de *Vespides*, de *Diptères pupipares*, de *Strepsiptères*, de *Fourmilions*, etc., la communication entre le tube digestif moyen et le rectum n'est pas établie. Ce dernier ne fonctionne, à l'état larvaire, que pour expulser les produits de sécrétions des tubes de Malpighi.

Chez les larves de *Fourmilion*, Meinert [1889] a montré que le rectum est un organe d'accumulation de produits de déchets, et qu'il n'expulse ces matières qu'au moment de la transformation en adulte, comme nous le verrons également chez les *Ixodes*.

Ce point important d'anatomie des *Ixodes* étant établi, je passerai à l'étude du tube digestif, considéré comme un organe aveugle, constitué par un pharynx, un œsophage et une poche centrale d'où partent une série de cæcums également aveugles.

Je remplacerai dans la suite, pour éviter toute confusion, le nom de *rectum* par celui de *vésicule excrétrice*, et celui d'*anus* par celui d'*ouverture urinaire*.

CHAPITRE VIII

APPAREIL DIGESTIF

Le tube digestif s'ouvre, comme on le sait, au-dessus du rostre et entre les chélicères, dans une sorte de gouttière formée par la réunion de ces trois appendices buccaux.

Brucker [1898-1900-1901] a établi une théorie des pièces buccales des *Acariens* qui correspond à celle donnée par Wagner dans son travail sur le développement embryonnaire des *Ixodes*. Rompant avec les théories anciennes qui homologuaient les appendices des *Arachnides* avec ceux des *Insectes*, Brucker, ainsi que quelques-uns de ses prédécesseurs, Winkler [1888 *(a)*], J. Wagner [1894], Bernard [1896] a établi une théorie arachnidienne. Brucker, après avoir étudié comparativement les pièces buccales de plusieurs types d'*Acariens*, conclut de la façon suivante (1900, p. 426) : « Les pièces buccales des Acariens se comparent avec la plus grande facilité à celles des autres Arachnides, puisqu'elles sont formées des mêmes éléments. En particulier, dans celles des Phalangides nous trouvons rostre, chélicères, pédipalpes avec lobes masticateurs, bouche ventrale avec pharynx suceur ; en avant de la bouche un prolongement médian (lèvre sternale de Savigny) qu'on peut appeler prépharynx. Si la bouche se déplace en avant, le pharynx, qui chez les Phalangides est vertical, devient tout entier longitudinal ; la partie allongée du céphalothorax forme la trompe pharyngée. Le prépharynx devient épipharynx. Que les articles basilaires des pédipalpes s'aplatissent sur la région céphalothoracique sous-jacente, en même temps que ceux des

appendices locomoteurs, on aura l'appareil buccal d'un Acarien. »

Le même auteur décrit de la façon suivante les pièces buccales des *Ixodes* en les faisant dériver de celles des *Oribatides (ibid.*, p. 423) : « 1° Les mâchoires perdent leur rôle masticateur et se fusionnent l'une avec l'autre en formant une tige rigide fixatrice armée de dents nombreuses. Cette fusion entraîne la fusion des articles basilaires des pédipalpes au-dessous de la trompe pharyngée.

« 2° La nouvelle fonction fixatrice étant d'autant mieux remplie que les dents sont plus nombreuses, les maxilles se développent en longueur... Les maxilles s'allongent, la trompe pharyngée diminue : la bouche est donc reportée vers l'arrière, mais elle est devenue dorsale par rapport au complexe buccal. Il n'y a plus d'épipharynx.

« 3° Le rostre se développe autour des chélicères en leur formant une gaine très solide. »

Les lobes masticateurs des pédipalpes ont perdu leur fonction masticatrice pour devenir fixateurs, par leur face inférieure munie de nombreuses dents à pointes dirigées vers l'arrière. Ces lobes se sont alors soudés en une tige unique. L'accroissement en longueur de cette tige a entraîné secondairement la diminution de la trompe pharyngée.

D'après Brucker [1901] le rostre des *Ixodes* comprend :

1° Une lèvre inférieure (rüssel) en forme d'épieu ;

2° Une paire de mandibules (mandibulashake) recouvertes par un manchon ou lèvre supérieure ;

3° Une paire de pattes mâchoires à quatre articles (Taster) ou palpes maxillaires de Savigny.

Les chélicères sont armées de deux doigts avec des griffes à dents externes et rétrogrades, servant à écarter les lèvres de la blessure faite par le rostre et à faciliter l'écoulement du sang de l'hôte. La gaine chitineuse des chélicères se prolonge très en arrière au-dessous de l'écusson dorsal et renferme les muscles moteurs des griffes.

Les palpes sont soudées à leur base par leurs plaques coxales et ont la forme de deux gouttières qui entourent exactement le complexe buccal.

En suivant sur des coupes transversales en série (fig. 45 à 57) le pharynx dans la région rostrale, on peut très bien étudier ce complexe buccal.

Le rostre présente une gouttière longitudinale, plus ou moins recouverte par la gaine des chélicères ; les figures

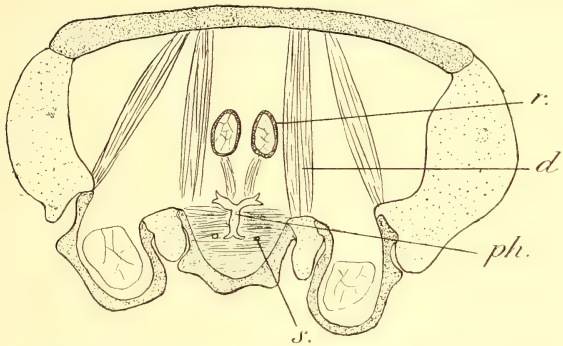
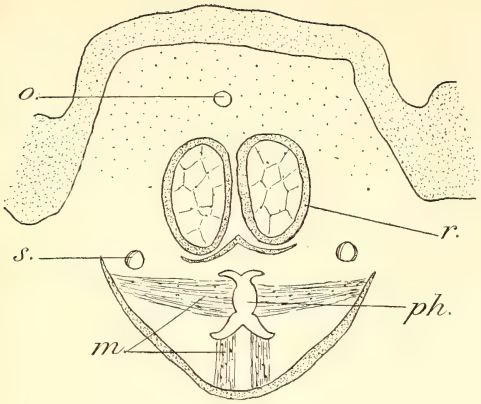


Fig. 58. — Coupe demi-schématique dans la région du pharynx d'*Ixodes hexagonus* : *ph* pharynx, *r* chélicères, *s* canaux des glandes salivaires, *d* muscles dorso-ventraux (gr. 44).

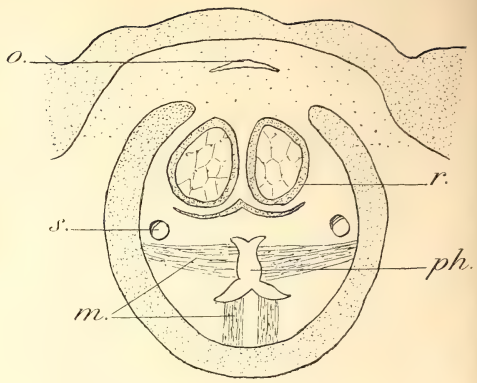
montrent très nettement l'origine de ces gaines, aux dépens de deux replis chitineux des côtés du rostre ; ces replis délimitent en même temps le pharynx qui forme un tube circonscrit de toutes parts.

Dans la partie tout à fait antérieure, le pharynx est aplati suivant le plan dorso-ventral et montre trois sillons : un ventral, formé par la ligne de suture des deux pièces du rostre, et deux latéraux, qui sont les prolongements des canaux salivaires. Plus en arrière, on voit le pharynx s'enfoncer en profondeur et s'isoler des prolongements des gaines des chélicères ; il se continue sous forme d'un tube recouvert intérieurement d'une couche de chitine sur laquelle s'insèrent de nombreux muscles.

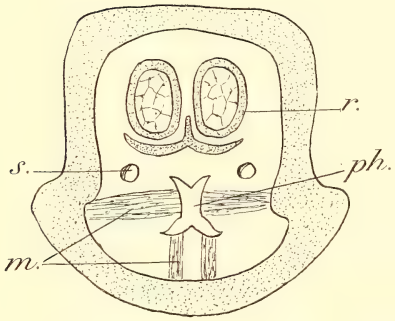
En coupes transversales, il a la forme d'un Y dont l'extrémité de chaque branche est bifurquée (fig. 58). Suivant les genres examinés, le pharynx présente ou l'une de ses



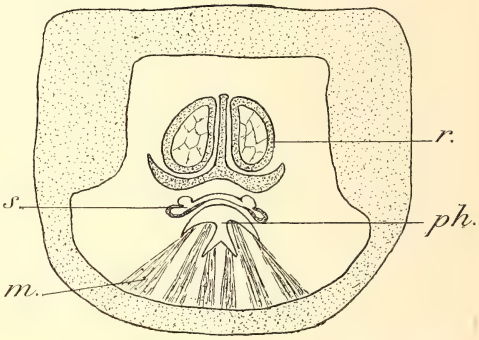
I.
Fig. 45.



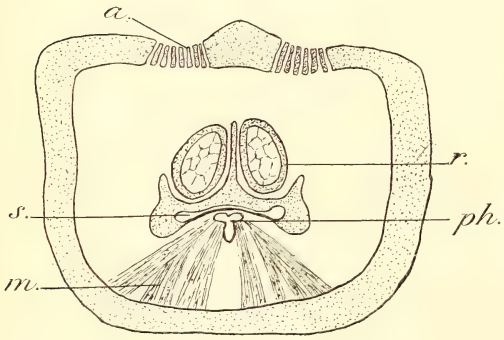
II.
Fig. 46.



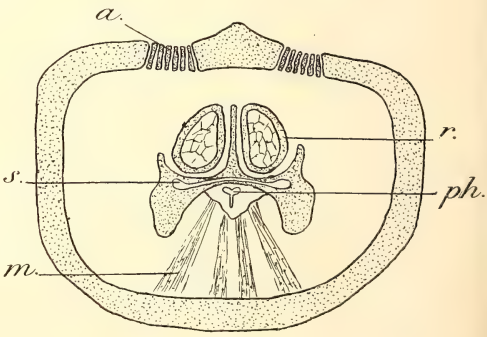
III.
Fig. 47.



IV.
Fig. 48.

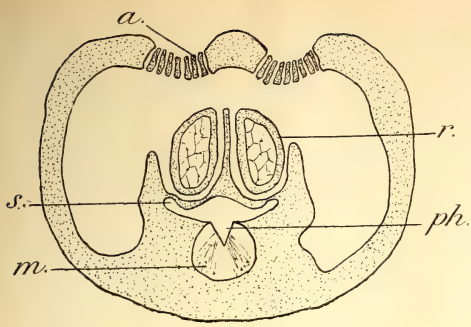


V.
Fig. 49.



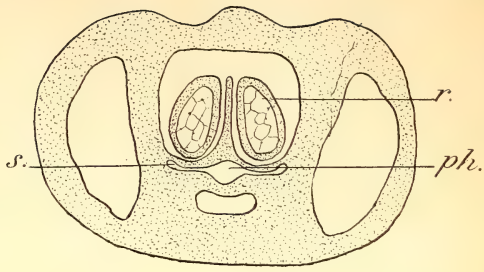
VI.
Fig. 50.

Coupes transversales en série dans le rostre de *Hyalomma syriacum* ♀ : *l* palpes, *g* gaine des chélicères, *r* chélicères, *y* hypostome, *ph* pharynx, *m* muscles du pharynx, *o* canal de la glande céphalique, *s* canaux des glandes salivaires, *a* aire poreuse (gr. 60).



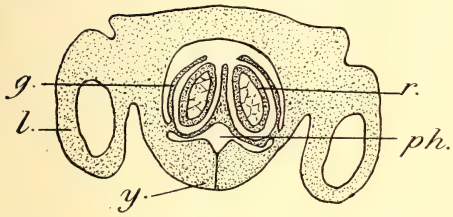
VII.

Fig. 51.



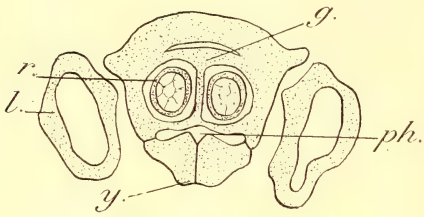
VIII.

Fig. 52.



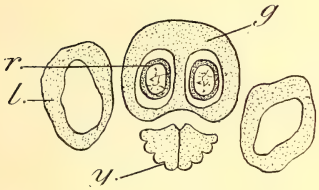
IX.

Fig. 53.



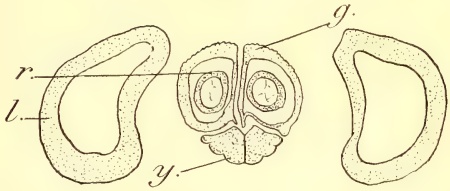
X.

Fig. 54.



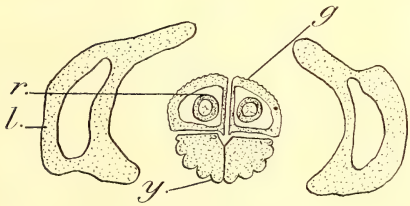
XI

Fig. 55.



XII.

Fig. 56.



XIII.

Fig. 57.

Coupes transversales en série dans le rostre de *Hyalomma syriacum* ♀ : *l* palpes, *g* gaine des chélicères, *r* chélicères, *y* hypostome, *ph* pharynx, *m* muscles du pharynx *o* canal de la glande céphalique, *s* canaux des glandes salivaires, *a* aire poreuse (gr. 60).

branches ou l'angle dièdre formé par deux des branches dirigé du côté des chélicères ; il en résulte une modification dans la disposition des attaches musculaires. Dans le premier cas *(Ixodes)*, les muscles dilatateurs sont attachés, d'une part, aux parois latérales du corps pour la branche descendante et, d'autre part, aux gaines des chélicères pour les deux branches sub-horizontales. Dans la seconde disposition en λ (fig. 46)

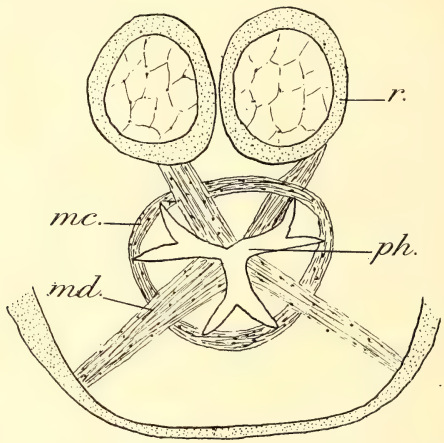


Fig. 59. — Coupe transversale dans la région du pharynx d'*Argas reflexus* : *ph* pharynx, *r* chélicères, *md* muscles dilatateurs, *mc* muscles constricteurs (gr. 120).

(Hyalomma), les chélicères ne donnent aucun point d'attache à la musculature ; les branches du pharynx sont reliées aux parois latérales et ventrales du corps.

Mac Leod [1884] et Brucker [1900] décrivent exactement la forme de cet organe ; mais je ne puis être d'accord avec eux au sujet de la musculature, du moins pour les *Ixodinæ*. Ces auteurs indiquent la présence de muscles constricteurs formant par leur réunion un hexagone symétrique circonscrit au pharynx qui a la forme d'une étoile à six branches.

Cette disposition est parfaitement exacte pour les *Argas* (fig. 59), les muscles constricteurs se voient nettement ; mais chez les *Ixodes* mâles et femelles, je n'ai jamais pu trouver

trace de ces muscles circulaires, malgré de nombreuses coupes pratiquées dans cette région.

Le pharynx est la partie proprement suceuse et joue le rôle d'une véritable trompe aspirante. Par les contractions des muscles dilatateurs, le pharynx s'élargit, et il se produit un appel du sang contenu entre les pièces buccales ; le pharynx reprend ensuite sa forme, lorsque les muscles se relâchent, soit par l'élasticité propre de la chitine chez les *Ixodes*, soit par l'action des muscles circulaires chez les *Argas*.

Il est à remarquer que cette forme en Y est celle qui peut donner les différences de section les plus grandes pour un plus petit mouvement des parois ; la forme de la lumière du tube est donc remarquablement bien appropriée pour ces animaux purement suceurs.

Insensiblement le pharynx perd sa musculature et se continue par l'œsophage ; celui-ci est constitué par un tube fin formé d'une couche simple de cellules épithéliales plates et basses à noyaux bien distincts.

Ni Heller [1858], ni Pagenstecher [1861-1862], ni Mac Leod [1884], ni Nordenskiold [1905] n'ont signalé l'existence des muscles le long de l'œsophage ; ces auteurs ne le considèrent pas comme un organe de succion. Berlese [1896] seul fait erreur en parlant d'une musculature œsophagienne.

D'après mes recherches, l'œsophage n'a ni tunique ni fibres musculaires le reliant à la paroi du corps, il se trouve entièrement noyé dans le liquide de la cavité générale, son trajet est du reste assez court ; il traverse bientôt le cerveau (fig. 25 et pl. III, fig. 14 et 15) et pénètre immédiatement après dans l'estomac.

Les cellules œsophagiennes font saillie dans la lumière de la poche stomacale (pl. I, fig. 4) et forment une sorte de dôme à cellules allongées *(der kürze halber Cardia* de Nordenskiold). Ces cellules se transforment progressivement en cellules digestives à aspect spumeux ; il n'y a pas de limite nette entre ces deux parties du tube digestif.

La partie la plus importante du tube digestif est l'estomac

avec ses cæcums; c'est là que se font à la fois la digestion et l'absorption du sang ingéré par l'animal. Les cæcums aveugles diffèrent assez considérablement dans leur disposition et leur nature histologique, suivant que l'on examine des mâles ou des femelles. Je parlerai d'abord du tube digestif de ces dernières qui ont été le plus étudiées.

Heller [1858] et Pagenstecher [1861-1862] décrivent très exactement le tube digestif formé d'un estomac central d'où partent, comme des rayons, une série de poches aveugles; mais, sur la nature histologique des cellules et de leur tunique, les opinions les plus diverses ont été émises. Heller distingue dans l'estomac les couches suivantes : en dehors, une couche musculaire à stries transversales, formant un réseau à grosses mailles ; puis une couche épithéliale de cellules rondes à contenu granuleux, avec un noyau bien distinct et, en dedans, une cuticule délicate. Il considère les poches aveugles comme une sorte de glande digestive ou de foie, car les cellules épithéliales qui les revêtent diffèrent des cellules de l'estomac par leur contenu jaunâtre.

Pagenstecher, dans ses deux remarquables monographies, nie l'existence de muscles dans les parois stomacales et dans l'épaisseur de la tunique des cæcums aveugles; il caractérise, au point de vue cytologique, l'estomac proprement dit par son épithélium, qui est blanchâtre, tandis que celui des cæcums est fortement pigmenté. Tous les anatomistes, depuis Pagenstecher jusqu'à Berlese, se sont rangés à cette opinion. Nordenskiold [1905], au contraire, affirme l'existence d'une musculature stomacale (Darmmuskulatur) formant un réseau tout autour de l'estomac et des cæcums; ces muscles sont, dit-il, très visibles; mais, d'après les explications et la figure qu'il en donne, ces muscles (muskulöse Magenwand) sont, à n'en pas douter, les grands muscles dorso-ventraux. Dans ce cas, ces muscles ne font pas partie de la paroi du tube digestif et ne peuvent nullement être comparés à la musculature du tube digestif des Vertébrés, par exemple.

J'étudierai plus loin, dans la musculature générale du corps, ces muscles dorso-ventraux en même temps que les muscles locomoteurs.

D'après mes observations, l'estomac n'est pas différent des cæcums qui viennent y déboucher. Ni au point de vue fonctionnel, ni au point de vue histologique, il n'y a lieu de séparer l'estomac de ces poches ; celles-ci ne doivent pas être considérées comme des glandes, mais simplement comme des diverticules d'un même organe, à la fois digestif et assimilateur. Il faut donc considérer la région appelée *estomac* comme une *simple chambre ou poche centrale commune aux cæcums.* Le terme d'estomac peut, en effet, prêter à confusion ; la fonction physiologique comme la nature histologique de cette poche étant la même que celle des cæcums, il n'y a pas lieu de l'en séparer. Ce n'est pas un organe spécial, mais simplement un lieu topographique de l'anatomie des Ixodes.

Les poches aveugles sont plus ou moins nombreuses, suivant les individus et suivant l'état de développement de l'animal ; chez un individu *(Hyalomma)* fortement gorgé de sang, j'ai pu, sur une coupe transversale vers le milieu du corps, compter seize diverticules.

L'histologie des cellules qui tapissent les cæcums aveugles était peu connue des anciens auteurs.

Comme je l'ai déjà indiqué, Heller et Pagenstecher les trouvent plus fortement pigmentées que celles de la chambre centrale, et il faut venir jusqu'à Batteli [1891] et Berlese [1896-1898] pour trouver des indications précises sur leur nature et sur les phénomènes de la digestion.

D'après Batelli, la tunique digestive, réellement privée de muscles, est constituée par un substratum anhiste de nature peut-être chitineuse. Sur cette membrane basale, s'élève un épithélium simple à petits éléments de forme cubique ou cylindrique. Entre ces petits éléments, se trouveraient des cellules beaucoup plus grandes, resserrées à la base, en forme de clous, gonflées et faisant saillie dans la lumière du tube. Ces

grosses cellules dériveraient des premières et auraient pour fonction la digestion et l'assimilation du sang ingéré par l'animal.

Berlese [1896] reproduit les observations de Batelli, mais, étudiant les fonctions digestives, émet l'hypothèse qu'en se pédiculant et en devenant libres dans la lumière du tube, ces grosses cellules se déchirent et laissent écouler le suc digestif contenu dans leur protoplasma.

Berlese trouve, dans les cellules des cæcums et de la poche centrale, une série de substances que Frenzel [1885-1886] dénommait *Sekretkugeln* et que Plateau [1877] avait appelées *Globules gras*. Les substances trouvées par Berlese sont :

1° Des gouttes de substances grasses;
2° Des globules sphériques d'une autre nature;
3° Des concrétions de substances excrémentitielles ;
4° Un liquide digestif spécial;
5° Des corps étrangers divers;
6° Un noyau.

Berlese étudie successivement ces différentes substances trouvées chez divers Acariens, leur action vis-à-vis des éléments nutritifs absorbés par eux et le rôle que jouent les diverses régions du tube digestif dans les phénomènes de la digestion. Cet auteur s'occupe, d'une façon générale, de ces fonctions chez tous les Acariens et ses recherches sont principalement physiologiques.

Nordenskiold [1905] ne trouve, avec raison, aucune différence sensible entre la région centrale et les tubes aveugles. En désaccord avec Batelli et Berlese, il ne reconnaît pas, entre les grosses cellules pseudopodiques faisant saillie dans l'intestin, de petites cellules cylindriques, comme ces auteurs en avaient décrit.

En résumé, la plupart des auteurs ont admis que les parois des cæcums stomacaux des *Ixodidæ* étaient revêtus d'un épithélium à cellules nettement distinctes les unes des autres et possédant la propriété de se gonfler, de faire saillie dans la

lumière du tube, et finalement de se détacher de la membrane basale sur laquelle elles étaient fixées.

D'après Sig Thor [1903], les cellules digestives des *Prostigmates* sont assez distinctes les unes des autres, mais présentent des phénomènes de gonflement et de turgescence analogues à ceux observés chez les *Ixodidæ;* chez *Erythræus*, par exemple, les cellules digestives font nettement saillie dans la lumière du tube digestif. Cette structure est, du reste, assez constante chez les Acariens en général. Chez les Insectes, au contraire, on sait que l'épithélium digestif présente des variations très considérables suivant les différentes régions du tube digestif ; l'épithélium y est plus nettement délimité.

Chez les *Ixodidæ*, d'après mes recherches, les poches aveugles sont revêtues d'un épithélium plasmodique à cellules arrondies du côté de la lumière du tube. Les limites entre les cellules sont à peine visibles vers leur côté libre ; dans la partie profonde des tissus, on a à faire à un véritable plasmode continu avec des noyaux épars.

Cet épithélium est supporté par une tunique propre, mince et anhiste, probablement de nature chitineuse, qui ne renferme aucune musculature ; il s'ensuit que les poches aveugles sont extrêmement fragiles et se déchirent avec la plus grande facilité. La tunique propre est élastique et suit passivement l'augmentation de volume de l'animal, au fur et à mesure que celui-ci se gorge de sang. L'épithélium ne présente pas de cils vibratiles à sa surface ; ces cils font défaut également chez les *Prostigmates* (Sig Thor, 1903). Leur existence n'est du reste pas encore prouvée chez les Insectes, malgré les recherches de Frenzel et de Mingazzini.

Chez les mâles et chez les femelles des Ixodes, le plasmode digestif présente des différences assez notables par suite de la nutrition spéciale aux deux sexes. Les femelles se nourrissent de sang en très grande abondance, tandis que les mâles n'absorbent que très peu de sang et même généralement que des matières séreuses. Le tube digestif des mâles, sacrifiés immé-

diatement après avoir été enlevés de leur hôte, est presque toujours vide ; en aucun cas, je ne l'ai trouvé gorgé de sang.

Etudions séparément le plasmode digestif chez les deux sexes, au point de vue de la forme générale de cet épithélium.

Chez les femelles, le plasmode cellulaire des cæcums aveugles peut revêtir des aspects assez variés. Chez *Ixodes hexagonus* (fig. 60), il est caractérisé par des pseudopodes largement arron-

Fig. 60. — Epithélium plasmodique du tube digestif d'*Ixodes hexagonus* ♀ : *d* plasmode du tube digestif, *n* noyaux, *k* membrane basale anhyste (gr. 300).

dis, s'élevant sur une masse protoplasmique contenant un grand nombre de noyaux. Dans chaque pseudopode, on trouve un ou deux noyaux et rarement plus. Dans un autre type, *Hyalomma syriacum*, les cellules sont beaucoup plus nettement digitées (fig. 61), séparées les unes des autres et plus longuement pédicellées que dans le genre précédent. Tandis que chez *Ixodes hexagonus* il existait une épaisse couche de protoplasma à nombreux noyaux au-dessus de la membrane basale, chez *Hyalomma syriacum* cette couche protoplasmique est extrêmement réduite, et les limites entre les différentes cellules peuvent se poursuivre presque jusqu'au contact de la membrane basale. Entre ces deux types extrêmes que j'aiobservés, on trouve, suivant les espèces examinées, tous les intermédiaires possibles.

Les noyaux sont gros, plus ou moins irrégulièrement arrondis, et fortement basophiles. Au moment de l'activité digestive

maximum, on trouve près de la membrane basale de gros noyaux en voie de division directe (fig. 62). Ces noyaux s'étirent, et la masse nucléaire se fragmente en plusieurs petites masses nucléaires qui constituent autant de nouveaux noyaux pour le plasmode digestif. Cette fragmentation nucléaire est à rapprocher de la formation des grains zymogènes et vénogènes des glandes à venin.

Chez les mâles, l'épithélium digestif a dans son ensemble un aspect assez analogue à celui que nous avons vu chez les femelles; toutefois il est moins épais, les pseudopodes sont moins hauts et moins

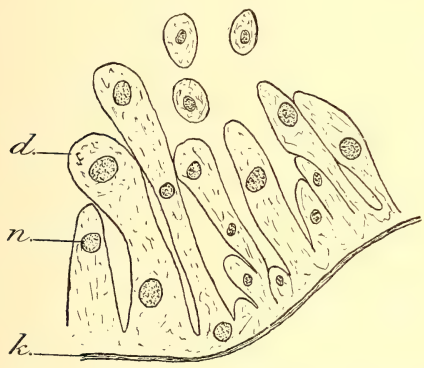


Fig. 61. — Epithélium plasmodique du tube digestif de *Hyalomma syriacum* ♀. Mêmes lettres qu'à la figure précédente (gr. 300).

Fig. 62. — Coupes en série du noyau d'une cellule du tube digestif montrant les prolongements et les émissions nucléaires (gr. 400).

larges, et ils sont beaucoup plus serrés les uns contre les autres (fig. 63).

Les noyaux surtout sont petits et nombreux, de forme ovalaire et répartis plus uniformément dans l'épithélium tout entier.

Chez les femelles comme chez les mâles, le protoplasme de tout l'épithélium a un aspect spumeux, à réseau protoplasmi-

que lâche ; dans les régions en contact direct avec le sang, le protoplasma prend un aspect grossièrement granuleux, contenant entre ses mailles des gouttelettes de substances partiellement digérées.

Dans certains échantillons (pl. I, fig. 2) colorés au paracarmin, j'ai trouvé vers la base des cellules de très nombreuses granulations bleuâtres, tandis que les pseudopodes étaient

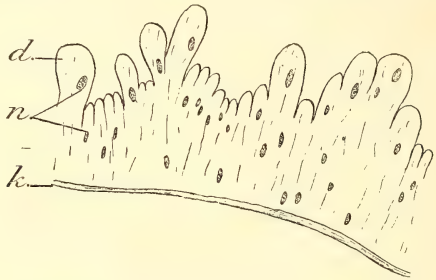


Fig. 63. — Epithélium plasmodique du tube digestif de *Hyalomma syriacum* ♀ : mêmes lettres qu'à la figure 61 (gr. 300).

remplis de gouttelettes colorées en rose. Ces granulations, bleues par transparence, grises par réflexion, ne sont pas dues à une réaction du paracarmin ou des fixateurs, car on les voit aussi sur des échantillons frais.

Ces granulations ne sont pas constantes, elles varient beaucoup suivant les espèces, souvent même elles font défaut ; elles doivent, comme les gouttelettes roses, contenues dans le protoplasme, tenir à un état physiologique spécial des éléments digestifs.

On trouve aussi, mais alors situées vers le bord libre des pseudopodes, de nombreuses granulations noires (pl. I. fig. 3) ; ces granulations sont très abondantes dans les parties détachées des pseudopodes, et d'autant plus nombreuses que l'activité digestive est plus importante. Elles m'ont paru être constituées de substances de déchets.

La microchimie de toutes ces substances d'assimilation ou de désassimilation intra-cellulaire est encore trop mal connue pour que l'on puisse tenter des recherches précises sur ces

corps si peu abondants et totalement englobés dans le protaplasma.

Tous les pseudopodes finissent par se pédiceller par leur base, puis se détachent et tombent dans la lumière du tube où ils se détruisent et disparaissent à la longue.

De ce que nous avons vu, je conclurai qu'il ne faut pas parler d'un épithélium digestif à petites cellules cylindriques ou cubiques, se transformant en grosses cellules digestives plus ou moins claviformes, mais d'un plasmode émettant de nombreux pseudopodes, qui se détruisent peu à peu en digérant le sang absorbé par l'animal; ce ne sont donc pas des cellules qui sécrètent, par une alternance d'activité et de repos, un liquide digestif.

A mesure qu'un pseudopode s'est détaché de la masse protoplasmique, un nouveau pseudopode vient se former à l'endroit laissé libre, et continue l'action digestive commencée par les précédents.

Ce mécanisme de la sécrétion glandulaire est celui des glandes *holocrines* de Ranvier; les cellules dégénèrent et se transforment soit en totalité, soit en partie, comme dans le cas présent, en produits de sécrétion.

Les substances alimentaires, une fois digérées, passent par osmose à travers la paroi des cæcums digestifs et vont se déverser dans le liquide de la cavité générale. Nordenskiold croit que les pseudopodes peuvent se retourner en dehors dans la cavité générale du corps, en perforant leur membrane propre, et y déverser ainsi les substances élaborées par elles.

Ce mécanisme d'assimilation des aliments serait vraimen curieux; je n'ai jamais rien observé de semblable; les substances digérées traversent simplement par osmose le plasmode digestif.

Si nous comparons maintenant cet appareil digestif avec celui des autres *Acariens*, nous constaterons que c'est chez les *Ixodes* que le tube digestif est le moins différencié en régions distinctes. Nous avons vu en effet qu'en dehors du pharynx et

de l'œsophage, toute la partie proprement digestive et assimilatrice était uniformément constituée, et qu'il n'y avait aucune glande différenciée à sécrétions spéciales.

Au contraire chez les *Astigmates* tels que les *Sarcoptides*, Berlese [1896] a trouvé des glandes proventriculaires analogues aux glandes thoraciques des *Araneïdes* et de quelques Insectes et Crustacés *(Lepisma* et *Daphnies)*, ainsi qu'une volumineuse glande abdominale ou pancréatique. Ces glandes proventriculaires et abdominales n'ont pas la même structure que la partie moyenne du tube digestif.

Berlese reconnaît que l'homologation entre la poche centrale commune aux cæcums des *Ixodidæ* et le mesenteron des *Cryptostigmates (Astigmates* et quelques *Métastigmates)* est douteuse ; car chez les *Ixodidæ* et les *Gamasidæ*, la structure de la poche centrale est la même que celle des cæcums, tandis que chez les autres la structure du mésenteron est différente de celle des glandes annexes.

Chez les *Prostigmates (Hydrachnides*, *Trombidides)* la structure histologique des poches aveugles et de la partie centrale du tube digestif est à peu près la même. Mais chez les *Prostigmates*, les cæcums ont acquis une importance beaucoup plus considérable par rapport à la poche centrale que chez les *Métastigmates*.

Berlese résume ses observations de la façon suivante :

1° Développement prépondérant de l'intestin sur les glandes, *Oribatides Sarcoptides*.

2° Développement médiocre de l'intestin en comparaison de celui des glandes annexes qui sont d'une grandeur notable, *Gamasides Ixodides*.

3° Réduction maximum de l'intestin, au profit des glandes annexes, qui ont atteint une grande proportion, *Trombidides Hydrachnides*.

Résumé. — Le tube digestif est constitué par un pharynx chitineux en forme d'Y avec des muscles en étoile et (chez les

Argasinæ) des muscles circulaires. Le pharynx est proprement suceur; la partie qui y fait suite, l'œsophage non musculaire, traverse le cerveau et vient déboucher dans une large poche centrale. Autour de cette poche rayonne une série de cæcums digestifs aveugles.

Ces cæcums à épithélium plasmodique émettent des pseudopodes qui concourent à la digestion du sang et qui, une fois leur rôle terminé, tombent dans la cavité du tube digestif.

Le tube digestif est un organe aveugle sans communication avec le « rectum » ou vésicule excrétice.

CHAPITRE IX

APPAREIL EXCRÉTEUR

Le système excréteur comprend :

1° Deux tubes de Malpighi ;
2° Une vésicule excrétrice.

J'ai déjà dit ce qu'il fallait penser des rapports de la vésicule excrétrice, considérée à tort comme rectum, avec le tube digestif; je ne reviendrai pas sur cette question ni sur les opinions contradictoires des acarologistes.

Heller [1858] et Pagenstecher [1861-1862] décrivent sommairement les organes urinaires comme constitués par deux tubes fermés à leur extrémité antérieure et débouchant dans la vésicule excrétrice *(Kloake)*. On sait que cette vésicule a la forme d'un large sac (fig. 43) qui communique avec l'extérieur par l'ouverture urinaire ; les tubes de Malpighi débouchent latéralement dans la partie antérieure et dorsale de la vésicule. Cette disposition est commune à presque tous les Acariens, aussi bien aux *métastigmatiques* qu'aux *prostigmatiques*.

Les tubes de Malpighi sont recouverts d'une tunique propre, à épithélium distinct, formé de cellules arrondies et grosses dont le contenu est granuleux ; dans la lumière du tube se trouvent des matières excrémentitielles (Harnconcremente) dont Heller a donné une exacte figure.

Berlese [1896] reconnaît que le « rectum » est comparable à la vésicule excrétrice des Araignées; il est tapissé de cellules

basses et pavimenteuses, qui quelquefois s'élèvent et prennent la forme d'un T ou se divisent en lanières plus ou moins claviformes Batelli; [1891] l'avait déjà reconnu. Cette structure correspond à celle des tubes de Malpighi qui, ainsi que la vésicule excrétrice, contiennent des concrétions arrondies. Ces concrétions sont souvent groupées par deux et ont la forme de bissac à stries concentriques, comme celles que l'on trouve chez beaucoup d'*Arthropodes*.

Nordenskiold [1905] ne nous en apprend pas beaucoup plus; il trouve que l'épithélium de la vésicule excrétrice a une constitution qui rappelle à la fois celle de l'estomac et celle

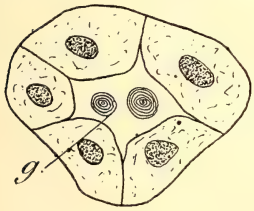


Fig. 64.

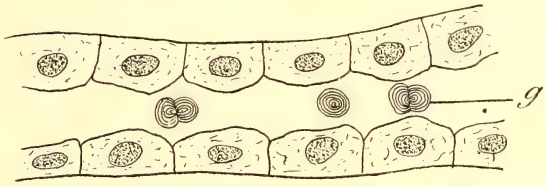


Fig. 65.

Coupes transversale et longitudinale
d'un tube de Malpighi de *Ixodes hexagonus* ♀ : *g*, concrétion de guanine (gr. 300).

des organes excréteurs; il indique aussi la présence de cils courts et fins sur le bord intérieur des cellules des tubes de Malpighi.

Je ne puis me ranger à l'opinion de Nordenskiold sur ces derniers points. Mes recherches m'ont montré que les cellules de la vésicule excrétrice ont de nombreux rapports avec les cellules des tubes de Malpighi et comme aspect et comme forme, et n'ont pas du tout la nature spumeuse et plasmodique des cellules digestives.

Les cellules des tubes de Malpighi sont assez volumineuses, à contenu finement granuleux et renferment un gros noyau ovale et pâle (fig. 64 et 65). Souvent, dans les tubes de Malpighi, les cellules sont mal délimitées, et il est assez difficile de les séparer nettement les unes des autres.

Dans la vésicule excrétrice principalement, elles présentent

la forme tabulaire caractéristique, avec des prolongements en lanières courtes et larges (fig. 66). Ces cellules sont à contours plus précis que celles des tubes de Malpighi et contiennent un noyau volumineux situé près de leur bord libre.

Je n'ai pu déceler la présence de bordure ciliforme sur le bord interne des cellules, quel que soit le mode de fixation que j'aie employé.

J'ai essayé d'appliquer aux Ixodes la méthode des injections de Kowalevsky au bleu de méthylène, au carmin et à l'encre de Chine ; malheureusement, tous mes essais ont été infructueux, car dès qu'une ponction était faite dans l'animal, celui-ci

Fig. 66. — Cellules de la vésicule excrétrice de *Ixodes hexagonus* (gr. 1000).

perdait le sang contenu dans son tube digestif par l'ouverture ainsi pratiquée, se recroquevillait et mourait assez rapidement.

L'Ixode gorgé de sang est comme un ballon gonflé d'air, sa chitine est distendue et, dès qu'elle est perforée, il se vide aussitôt.

Chez les femelles, la lumière des tubes de Malpighi et de la vessie urinaire contient des corpuscules sphériques à stratifications concentriques souvent soudées deux par deux (fig. 67) et mesurant 6 à 18 μ. Ces concrétions avaient déjà été signalées par plusieurs auteurs. Chez les mâles, elles sont beaucoup plus petites (1 μ 25 à 2 μ 75) et rarement soudées deux par deux (fig. 68) ; leur structure est toutefois en stries concentriques.

Cette différence de forme et de dimension dans les produits excrémentitiels doit tenir à la nature des aliments absorbés par l'animal. La femelle, comme les larves et les nymphes, absorbe exclusivement le sang de l'hôte sur lequel elle est fixée.

Le mâle, au contraire, ne se nourrit que très peu, et n'absorbe que les substances sébacées ou séreuses de la peau de ses hôtes. Ce n'est qu'exceptionnellement que l'on trouve un peu de sang dans son tube digestif. Les mâles que j'ai récoltés sur leurs hôtes, étaient fixés soit à l'extrémité des oreilles de Chiens ou de Bœufs en des endroits très cartilagineux, soit aux aisselles des pattes de Tortues, et leur rostre n'était pas assez long pour percer l'épaisse peau de ces Reptiles.

Certains auteurs ont cru que ces concrétions étaient formées

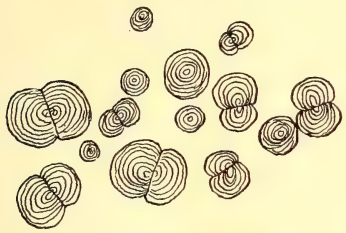


Fig. 67. — Concrétions de guanine de la vésicule excrétrice de *Hyalomma ægyptium* ♀ (gr. 1000).

Fig. 68. — Concrétions de guanine de la vésicule excrétrice de *Hylomma ægyptium* ♂ (gr. 1000).

d'acide urique ou d'urates, d'autres auteurs y ont reconnu la présence de guanine.

Pagenstecher [1861] aurait reconnu la réaction de la murexide, caractéristique de l'acide urique, mais il est probable qu'il a obtenu la réaction jaune orangé de la guanine et non la réaction carmin pourpre de l'acide urique. Megnin [1876 *(d)*] indique également la présence d'acide urique, mais sans donner le mode opératoire qu'il a employé.

Kersey [1872], qui a étudié les excrétions de deux parasites du Mouton *Ixodes Dugesii* et *Melophagus ovinus*, se nourrissant tous deux de substances identiques, reconnaît chez le premier l'existence de guanine sans acide urique, tandis que les déjections du Diptère sont formées d'urates. Berlese [1896] admet que les concrétions excrémentitielles de la plupart des Acariens sont composées de guanine.

Gorup-Besanez [1849], Plateau [1877], Marschal [1890] analysant les excrétions des *Arachnides*, Berlese [1896] celles de quelques Acariens, ont montré qu'elles étaient composées de guanine, et que l'acide urique était une exception et ne se rencontrait que chez quelques *Acariens* et chez les *Phalangides*.

Il est important de faire remarquer que l'acide urique, si fréquent dans les tubes de Malpighi des *Insectes*, ne se rencontre jamais dans ceux des *Arachnides*, mais que, chez ces derniers, l'acide urique se trouve dans les glandes coxales. Les *Acariens* qui sécrètent de l'acide urique sont ceux de forme inférieure, dépourvus de tubes de Malpighi, ou ceux chez lesquels ces organes ne sont plus fonctionnels ; parmi les *Arachnides*, les *Phalangides* sont dans ce cas.

J'ai repris l'étude micro-chimique des concrétions urinaires des *Ixodes ;* on peut les obtenir en quantité assez notable en grattant avec une aiguille la vésicule excrétrice d'une femelle avant sa mue.

La substance de ces concrétions est insoluble dans l'eau, l'alcool et l'éther ; elle se dissout assez facilement dans les acides forts. J'ai procédé pour leur analyse aux trois réactions caractéristiques suivantes :

1° La substance est dissoute à chaud dans l'acide azotique, puis évaporée à siccité ; elle laisse un résidu jaune citron qui, traité par l'ammoniaque, ne donne pas la réaction carmin pourpre de l'acide urique et des urates (réaction de la murexide), mais prend une couleur jaune orangée caractéristique de la guanine.

2° La substance est traitée à froid par l'acide chlorhydrique ; après dissolution, on ajoute à la liqueur un peu d'eau et on laisse évaporer lentement ; on obtient ainsi de longs cristaux en bâtonnets (fig. 69) caractéristiques du chlorhydrate de guanine.

3° La substance est traitée à froid par l'acide azotique d'après le même mode opératoire que précédemment ; après

évaporation, on obtient les petits cristaux tabulaires (fig. 70) caractéristiques de l'azotate de guanine.

Ces trois réactions sont suffisantes pour permettre d'affirmer

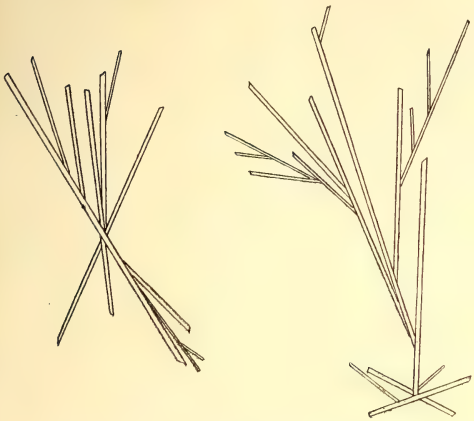


Fig. 69. — Cristaux de chlorhydrate de guanine (gr. 120).

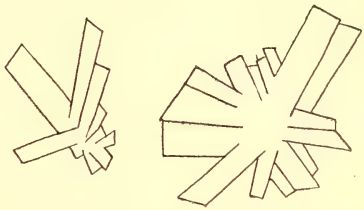


Fig. 70. — Cristaux d'azotate de guanine (gr. 600).

que ces concrétions sont formées de guanine. D'autre part, je n'ai pu obtenir aucune des réactions caractéristiques de l'acide urique.

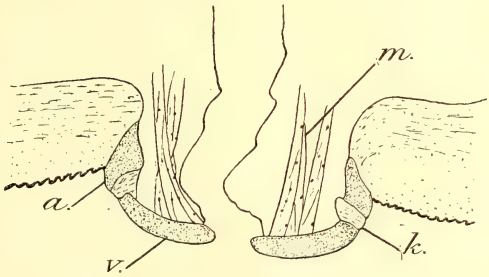


Fig. 71. — Coupe transversale dans l'ouverture urinaire chez *Ixodes hexagonus* ♀ : *a* anneau chitineux, *v* valves, *k* chitine molle servant d'articulation aux valves, *m* muscles (gr. 235).

La vésicule excrétrice s'ouvre extérieurement par un orifice qui a été, comme nous l'avons vu, improprement appelé « anus ». L'ouverture urinaire est normalement fermée par deux plaques chitineuses dures, formant une sorte de clapet,

et actionnées par des faisceaux musculaires (fig. 71). Ces deux plaques de chitine achromatique sont articulées sur une partie chitineuse molle, et l'ensemble de l'appareil est consolidé par un anneau de chitine achromatique limitant l'ensemble de l'ouverture urinaire, et lui assurant toute sa rigidité (fig. 72).

L'expulsion des concrétions excrémentitielles ne se fait pas d'une façon continue, mais seulement au moment des mues. Pendant l'époque qui sépare deux mues consécutives, c'est-à-dire pendant la période d'absorption et de digestion, les tubes de Malpighi déversent dans la vessie urinaire les produits de désassimilation; peu à peu la vessie se remplit jusqu'à être distendue par l'accumulation des sphérules de guanine. A ce moment, qui coïncide avec une mue, les valvules de l'ouver-

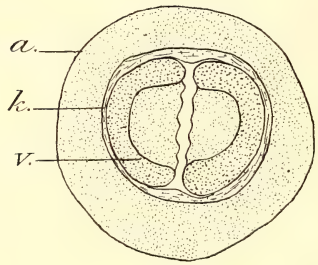


Fig. 72. — Ouverture urinaire vue de face chez *Ixodes hexagonus* ♀. Mêmes lettres qu'à la figure précédente (gr. 235).

Fig. 73. — Concrétions excrémentitielles de la chitine (gr. 235).

ture urinaire s'écartent et, par l'action des muscles dorso-ventraux, les concrétions uriques sont rejetées au dehors. Cette vésicule excrétrice, qui ne fonctionne que d'une façon discontinue, n'est pas comparable à un vrai rein d'accumulation.

En dehors de ces appareils excréteurs différenciés, les *Ixodes*, comme beaucoup d'autres *Arthropodes*, éliminent par toute la surface du corps des produits de désassimilation. On trouve à la surface de la chitine, et plus ou moins enfoncées dans celle-ci, des concrétions cristallines, présentant l'aspect d'une sphère hérissée de petites aiguilles, disposées radialement à la périphérie (fig. 73). Ces concrétions s'accumulent progres-

sivement à la surface de la chitine (pl. I, fig. 1 et pl. IV, fig. 22) jusqu'au moment où celle-ci sera rejetée et remplacée par une nouvelle couche chitineuse.

Le fait de ne jamais rencontrer de ces sphérules cristallines dans l'épaisseur de la chitine prouve que ces produits doivent la traverser par osmose à l'état de dissolution, et venir cristalliser à la surface par évaporation. Quoique n'ayant pu arriver à les analyser à cause de leur englobement partiel dans la chitine, je suis porté à croire, vu leur aspect, qu'elles sont également formées de guanine.

Résumé. — Le système excréteur consiste en deux longs tubes de Malpighi qui s'insinuent entre les cæcums digestifs et viennent déboucher dans une vessie urinaire. Cette vessie urinaire s'ouvre extérieurement par une ouverture entourée de plaques chitineuses improprement appelée « anus ».

Les tubes de Malpighi et la vessie urinaire contiennent des concrétions de guanine à stries concentriques.

L'excrétion se fait également par la chitine, où s'accumulent des sphérules radiées formées aussi probablement de guanine.

CHAPITRE X

SYSTÈME CIRCULATOIRE. — LEUCOCYTES. TISSUS CONJONCTIF ET ADIPEUX

On sait que chez les Acariens le système circulatoire est peu ou pas différencié en organes de propulsion et en vaisseaux. Il n'existe pas de cœur chez les *Prostigmates* ni chez les *Astig-*

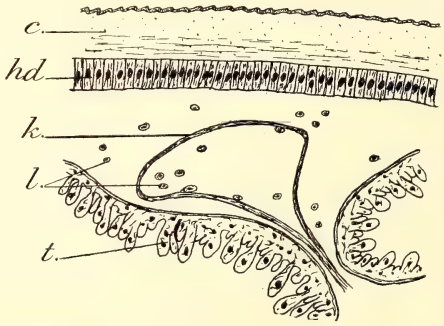


Fig. 74. — Appareil circulatoire de *Hyalomma syriacum* ♀ : *c* chitine, *hd* hypoderme, *t* tube digestif, *l* leucocytes, *k* cœur (gr. 235).

mates; chez les *Métastigmates (Ixodidæ, Gamasidæ, Oribatidæ)*, l'existence d'un cœur a fait encore dernièrement l'objet de discussions.

Wagner [1888] avait trouvé dans les jeunes larves d'*Ixodes calcaratus* un organe creux qu'il considéra comme un cœur. Winkler [1888 *(b)*] a constaté également un cœur, mais seulement chez les formes jeunes. Nordenskiold [1906 *(a)*] a décrit un organe de forme quadrangulaire, muni d'une aorte

et de deux ostioles postérieures, auquel il attribue le rôle de propulseur des liquides cœlomiques. D'après cet auteur, le cœur serait constitué par une enveloppe musculaire contractile ; il n'en donne malheureusement aucune figure.

J'ai retrouvé, chez les femelles seulement, un organe que j'identifie à celui décrit par Nordenskiold. Cet organe (fig. 74), qui joue peut-être bien un rôle de propulsion ou plutôt de brassage, est très primitif. Il est situé contre la face dorsale de l'animal, immédiatement en arrière de l'écusson. Il se présente sous forme d'une poche de forme variable, plus ou moins remplie de plasma sanguin et se continuant en avant par un tube mince qui disparaît assez rapidement dans la cavité générale.

Cet organe est rattaché à l'hypoderme et aux cæcums digestifs par de minces lames conjonctives qui le maintiennent flottant au milieu de la cavité générale. Sa paroi est très mince ; elle est formée d'une membrane qui paraît être contractile et qui renferme quelques noyaux.

Cet organe, que l'on peut considérer comme un cœur, me paraît être très atrophié ; son rôle, du reste, doit être à peu près nul, vu sa petite dimension par rapport à l'animal. La circulation se fait principalement par le jeu des muscles dorso-ventraux.

Le plasma ou liquide cœlomique se trouve réparti entre les organes et remplit toutes les cavités du corps. Il est rare que le plasma puisse pénétrer entre les cæcums du tube digestif, tant ceux-ci sont comprimés les uns contre les autres par suite de leur distension. Le liquide cœlomique se trouve principalement concentré dans la région antérieure autour du cerveau, et s'étend entre l'hypoderme et le tube digestif. Les muscles des appendices locomoteurs sont également baignés par le plasma.

A l'état frais, le liquide cœlomique est incolore et porte en suspension un certain nombre de leucocytes. Ainsi que le pense Sig Thor [1903], « les mouvements du corps et les actions musculaires, surtout celles des muscles dorso-ventraux, dimi-

nuent le volume de quelques cavités du corps et forcent ainsi le plasma à changer de place. Si l'on veut se faire une idée du processus de nutrition chez ces animaux, on peut s'imaginer que le plasma est, après la digestion, sécrété par le tube digestif : les substances nutritives sont alors absorbées par les leucocytes et par les différents organes qui baignent dans le plasma. »

L'existence des leucocytes dans le plasma a déjà été mentionnée par divers auteurs. Claparède [1868] les avait observés par transparence à travers la peau chez un animal vivant. Sig Thor [1903] les a étudiés chez les Acariens prostigmatiques et, dernièrement, Nordenskiold [1905] les a décrits et représentés.

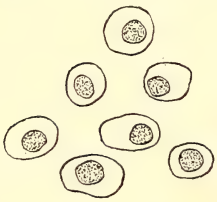


Fig. 75. — Leucocytes d'*Ixodes hexagonus* (gr. 665).

Leur forme est subarrondie ; ils mesurent de 10 à 12 μ (fig. 75) ; on en trouve quelquefois qui sont allongés et qui présentent deux noyaux ou un seul noyau en voie de division. Le noyau se colore fortement par l'hémalun ; le protoplasma est nettement éosinophile et présente une structure réticulée.

Les leucocytes sont disséminés d'une façon assez irrégulière dans le plasma ; en certains endroits, ils sont rares, tandis qu'ils se présentent en grand nombre sur d'autres points des préparations (pl. I, fig. 4). J'attribue cette répartition irrégulière à un courant sanguin formant en certains endroits des tourbillons où s'accumulent les éléments figurés.

Le tissu conjonctif paraît manquer chez la plupart des Acariens. Sig Thor [1903] n'a trouvé chez les *Hydrachnides* et les *Trombidides* que quelques membranes minces qui protègent les organes et les maintiennent en place.

Chez les *Ixodidæ*, le tissu conjonctif n'a été signalé par aucun auteur ; je ne l'ai trouvé qu'à l'état de très minces membranes dans les glandes génitales et autour de quelques organes.

Le tissu adipeux, si abondant chez les Insectes, fait également défaut. Sig Thor n'a signalé ni tissu adipeux ni cellules trachéennes. Nordenskiold n'en a pas observé non plus. Les fixations au Flemming ne m'ont montré aucune substance de nature graisseuse colorable en noir.

On sait que les corps graisseux jouent chez les Insectes un rôle important dans les phénomènes de nutrition pendant les métamorphoses; très développé chez les larves, ce tissu disparaît souvent presque entièrement chez l'adulte, ou se résorbe rapidement au moment du développement des œufs dans l'ovaire. Les *Ixodes*, ainsi que la plupart des Acariens, se nourrissant durant toute leur vie ne paraissent pas avoir besoin d'accumuler des substances de réserve et, par suite, on comprend facilement l'absence du tissu adipeux chez ces animaux.

Les cellules trachéennes et les œnocytes (Vaney, 1902) paraissent également faire défaut chez les Acariens.

Résumé. — Le système circulatoire est formé d'un ensemble de lacunes remplies par un plasma sanguin dans lequel flottent de nombreux leucocytes. Le cœur est réduit à une poche à parois minces et paraît être un organe très atrophié.

Le tissu conjonctif n'est représenté que par quelques membranes minces; le tissu adipeux fait défaut.

CHAPITRE XI

TISSU MUSCULAIRE ET MUSCULATURE

Dans leurs monographies, Heller [1858] et Pagenstecher [1861-1862] ont décrit succinctement les muscles du corps et des appendices. Chez les *Ixodes*, Pagenstecher a reconnu un sarcolème mince qui se continue tout autour de la substance contractile et l'enveloppe entièrement, comme cela a lieu dans les muscles des Insectes, à l'exception des muscles des ailes. Ranvier [1880], Van Geruchten [1886] et Janet [1895] ont étudié l'histologie des muscles des *Arthropodes* et ont décrit avec soin leurs modes d'attache sur la chitine par l'intermédiaire de tendons chitinisés.

Schimkewitsch [1884] reconnaît que le tendon des Araignées est un prolongement du sarcolème des fibres musculaires, comme l'avaient déja montré plusieurs auteurs pour les *Arthropodes* et entre autres Leydig [1857] pour les Ixodes.

Il faut enfin citer, au sujet de l'histologie des muscles, une description très curieuse qu'en donne Nordenskiold [1905] : « Rings um die Masse der kontraktilen Substanz sind die Sarcoplasmazellen gelegen, welche durch deutliche Zellgrenzen, feinkörniges, zuweilen reich vacuolisiertes Protoplasma und ovale Kerne charakterisiert sind. Zwischen den einzelnen Kolumnen der kontraktilen Substanz senden sie Protoplasmafortsätze hinein ; dagegen hören die Zellgrenzen an der Aussengrenze des kontraktilen Gebietes auf; die kontraktile Substanz einer Muskelfaser gehört also mehreren Muskelzellen an. »

La figure qu'il donne correspond bien à sa description, mais son interprétation me paraît fausse. Cet auteur représente une coupe transversale d'un des muscles dorso-ventraux avec d'énormes cellules de sarcoplasme, comme on n'en trouve jamais chez les Arthropodes.

J'ai constaté au contraire que les muscles des *Ixodidæ*, comme ceux de presque tous les Arthropodes, sont limités par une membrane anhyste ou sarcolème, très mince. La substance contractile a envahi la cellule tout entière, de telle sorte que le protoplasma ne se trouve plus qu'à l'état de trace autour des noyaux.

Les fibres musculaires, surtout celles de la musculature dorso-ventrale, sont assez faciles à isoler les unes des autres par simple dissociation. La fibre musculaire s'étend régulièrement de la face dorsale à la face ventrale de l'animal, et a une forme à peu près cylindrique.

Les fibres contractiles dorso-ventrales, ainsi que celles des muscles rétracteurs des chélicères, sont beaucoup plus volumineuses que celles des pièces buccales et des pattes; ces dernières en effet ne dépassent guère $0^{mm}02$, tandis que les autres atteignent fréquemment $0^{mm}08$ à $0^{mm}10$.

Chaque fibre musculaire peut se subdiviser en un certain nombre de fibrilles très intimement unies entre elles, de telle sorte qu'il est difficile, même en coupes transversales, de reconnaître la limite de chacune d'elles.

Les noyaux sont nombreux et finement granuleux, ils sont allongés dans le sens de la fibre, et presque toujours situés immédiatement sous le sarcolème; ce n'est qu'exceptionnellement qu'on en rencontre entre les fibrilles des faisceaux musculaires.

Les muscles des pattes et des pièces buccales présentent une striation très nette. Les faisceaux étant minces et isolés les uns des autres, c'est surtout la striation transversale qui est bien visible (pl. I, fig. 6). La striation longitudinale étant due, comme on le sait, à la réunion des fibrilles, est peu apparente

et se trouve partiellement masquée par la striation transversale, due aux disques clairs et sombres. Cette musculature n'offre du reste pas de détails histologiques spéciaux, et la structure de ces muscles est tout à fait du type de celle des muscles normaux des Insectes.

Les faisceaux musculaires dorso-ventraux sont, comme nous venons de le voir, beaucoup plus gros que ceux des pattes (pl. II, fig. 8 et 9.). Le nombre des fibrilles constituant la fibre musculaire, est très considérable ; il s'ensuit que la striation longitudinale est très visible. Au contraire, la striation transversale est difficile à mettre en lumière ; on ne peut guère l'observer que sur des muscles frais en état de contraction, et grâce à un éclairage oblique du microscope ; il est rare de l'apercevoir sur des coupes fixées et colorées.

Si, comme on l'admet généralement, la striation transversale du muscle est en rapport direct avec la volonté de l'animal, nous arrivons à cette conclusion, que, dans le cas présent, les muscles dorso-ventraux des Ixodes sont moins soumis à la volonté de l'animal que les muscles des pattes et des pièces buccales.

Mode d'attache et rapport des cellules hypodermiques avec les muscles. — Les muscles s'attachent aux téguments soit par l'intermédiaire d'un tendon, soit directement. Duboscq [1898] signale ces deux modes d'insertion chez les *Chilopodes* : « Un tendon d'Arthropode est une invagination des téguments comme une glande ou une trachée. Il est creux au centre, au moins virtuellement, parce que le centre représente la surface externe. C'est toujours un tube chitineux et sa chitine est le produit de la couche épithéliale recouvrant le tube. » Il n'y a pas de différence dans ces deux modes d'attache, si ce n'est que la cellule hypodermique tendineuse à cytoplasme fibrillaire est plus ou moins développée en longueur. Duboscq se résume ainsi : « Il y a continuité complète entre la fibre musculaire et la cellule épithéliale. Les fibrilles musculaires pénètrent parmi les cellules épithéliales et vont jusqu'à la cuticule. »

Chez les *Ixodinæ*, j'ai constaté que les muscles s'insèrent directement sur la cuticule molle, comme cela est fréquent chez beaucoup d'Insectes. Le muscle s'effile graduellement et pénètre assez profondément dans la chitine entre les cellules hypodermiques (fig. 76); en même temps, il perd sa striation transversale.

L'impression des points d'attache peut se suivre assez loin dans l'épaisseur de la cuticule sous forme d'une zone striée assez nette; c'est cette zone et la traction des muscles sur les parois du corps qui déterminent les sillons que l'on découvre facilement à la face ventrale et à la face dorsale des femelles, et dont la disposition est un caractère important pour la détermination des genres.

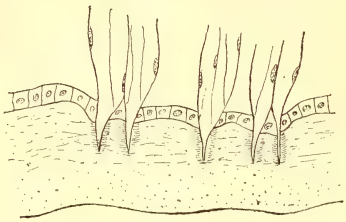


Fig. 76. — Attache des muscles dorso-ventraux dans la chitine molle chez *Ixodes hexagonus* ♀ (gr. 235).

Chez les *Argasinæ*, Heller et Pagenstecher avaient déjà décrit les points d'insertion musculaire. Chez ces Acariens, les muscles forment non pas des fils de fibrilles alignées suivant certaines directions, mais ils sont groupés par places nettement circonscrites. Les fibres musculaires forment des faisceaux cylindriques de $0^{mm}010$ à $0^{mm}016$ (Heller) et s'insèrent en des régions où la chitine est entourée d'un cadre épais (fig. 3). Ces régions de la chitine sont plus minces et plus transparentes que les autres, et déterminent sur le corps une série de mailles plus ou moins grosses. Chez un animal à jeun, ces mailles sont légèrement enfoncées dans les téguments; lorsque l'animal est arrivé à sa complète extension, ces dépressions s'effacent, mais leur emplacement peut se reconnaître grâce à leur aspect plus clair.

Au-dessous des écussons, les muscles s'insèrent directement sur la chitine sans la pénétrer (fig. 1 et 2). Nous avons déjà vu qu'en ces régions, l'hypoderme est extrêmement réduit en épaisseur; il se modifie en cellules fibrillaires au

contact des muscles pour donner naissance à des attaches tendineuses très courtes. En certains points, et principalement à la base des hanches, les tendons qui relient les pattes aux muscles dorso-ventraux s'allongent beaucoup et prennent une importance considérable (fig. 77). Dans ce dernier cas les tendons présentent de nombreux noyaux allongés.

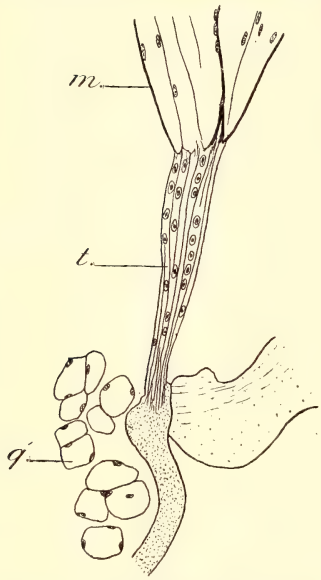


Fig. 77. — Attache tendineuse à la base d'une patte chez *Hyalomma ægyptium*, *m* muscles dorso-ventraux, *t* tendon, *q* muscles de la patte (gr. 75).

Disposition des muscles. — La musculature des Ixodes peut se diviser en deux catégories de muscles :

1° Les muscles du corps, ou muscles dorso-ventraux ;

2° Les muscles des appendices et des pièces buccales.

Il n'existe aucune description exacte de l'ensemble de la musculature du corps. Des coupes suivant les trois plans de l'espace m'ont permis de reconnaître la disposition de ces muscles.

Musculature générale du corps. — L'ordonnance des muscles varie un peu suivant que l'on examine les mâles ou les femelles d'*Ixodes*, mais elle est assez constante, quels que soient les genres que l'on étudie.

Chez les femelles, on peut distinguer :

1° Un muscle dorso-ventral médian s'étendant de la région postérieure du corps à la base de la vésicule excrétrice.

Les fibres musculaires les plus rapprochées de cet organe servent à faire fonctionner les valves de l'ouverture urinaire ;

2° Une paire de muscles dorso-ventraux allant de la région

postérieure jusqu'à l'ouverture génitale et enserrant celle-ci en la contournant en avant ;

3° Une paire de muscles dorso-ventraux, traversant les glandes salivaires, et situés extérieurement par rapport aux précédents; ces muscles vont de la hauteur de l'ouverture sexuelle à la base de l'écusson ;

4° Une paire de muscles obliques reliant les stigmates à la face ventrale;

5° Un faisceau musculaire dorso-ventral à la base de chaque patte s'insérant sur celle-ci par un long tendon.

Chez les mâles, la musculature comprend :

1° Un muscle dorso-ventral médian allant de la partie postérieure à l'ouverture urinaire (cf. les femelles) ;

2° Une paire de muscles dorso-ventraux, réunissant l'écusson à la région comprise entre les plaques anales ou adanales et le bord du corps. Ces muscles sont divergents vers la face ventrale; leurs points d'attache sont donc plus rapprochés dorsalement que ventralement; ils disparaissent vers la hauteur des stigmates ;

3° Une paire de muscles analogues aux précédents, mais convergents vers la face ventrale. Ces muscles sont localisés vers l'ouverture génitale. Ces deux derniers groupes correspondent aux muscles du deuxième groupe des femelles;

4° Les muscles des stigmates (cf. les femelles) ;

5° Quelques fibres musculaires dorso-ventrales dans la région des glandes salivaires (cf. les femelles) ;

6° Un faisceau musculaire dorso-ventral à la base de chaque patte (cf. les femelles).

Chez les *Argas*, comme nous l'avons déjà vu, la musculature ne forme pas d'alignements ininterrompus, mais elle est représentée par une série de faisceaux distribués sur toute la surface du corps. Toutefois on peut reconnaître, par transparence, deux sortes de disques ou points d'attache musculaires.

Les uns sont très petits et répartis d'une façon uniforme sur toute la surface du corps, les autres beaucoup plus gros (pro-

bablement ceux indiqués par Heller), alignés en séries radiales autour du centre de l'animal. Parmi ces alignements, on distingue trois groupes principaux, correspondant à la musculature des Ixodes :

1° Une série de muscles allant du bord postérieur du corps à la vésicule excrétrice ;

2° Trois séries de muscles rayonnant de l'ouverture génitale vers les bords postérieurs du corps ;

3° Trois à quatre séries de muscles rayonnant également de l'ouverture génitale vers la région antérieure du corps ;

4° Un grand nombre de petits faisceaux musculaires dorso-ventraux répartis irrégulièrement sur toute la surface du corps et principalement sur les bords.

Les *Ornithodoros* se rapprochent par leur musculature des *Ixodinæ*. On trouve, en effet, les muscles disposés en séries ininterrompues, et non pas par plaques comme chez les *Argas*.

L'ordonnance de ces muscles est identique à celle des *Ixodinæ*, et les décrire ne serait que répéter ce que j'ai déjà dit pour ces derniers.

On voit, par cette étude comparée de la musculature des *Ixodidæ*, que le plan d'ensemble est à peu près le même dans tous les groupes.

Tous les muscles principaux convergent vers la région génitale, et sont dirigés un peu obliquement de la région dorsale antérieure à la région ventrale postérieure.

Le rôle de ces muscles est très important. Ils empêchent les déformations du corps lorsque l'animal se gonfle de sang, servent aux mouvements respiratoires, et enfin, par leur contraction, jouent un grand rôle dans l'expulsion des œufs.

Musculature de la région buccale. — Cette description est commune pour les *Ixodinæ* et pour les *Argasinæ* des deux sexes.

La musculature comprend (pl. III, fig. 15 et 16) :

1° Un important faisceau musculaire oblique reliant l'écusson, ou la région dorsale correspondante des *Argas*, à la gaine des chélicères. Ces muscles sont rétracteurs et écarteurs des chelicères ;

2° Les muscles contenus dans la gaine chitineuse des chélicères. Ces muscles sont fléchisseurs et extenseurs des griffes ; ils s'insèrent à la face interne sur tout le pourtour de la gaine et se fusionnent en un faisceau central ;

3° Les muscles dilatateurs du pharynx réunissant, comme nous l'avons déjà vu, le tube pharyngien aux parois du corps ou aux chélicères ;

4° Les muscles annulaires constricteurs du pharynx ; ceux-ci n'existent que chez les *Argasinæ*.

La fixation du parasite sur l'hôte se fait de la façon suivante : L'Ixode introduit son rostre (hypostome et chélicères) dans la peau de l'hôte ; les muscles écarteurs des chelicères et les muscles des griffes entrent en fonction, et agrandissent la plaie en assurant une fixation complète. La succion s'opère par le jeu des muscles dilatateurs du pharynx qui, par leurs contractions, en agrandissent la lumière ; il se fait un vide partiel dans ce tube, et le sang est aspiré ; puis le pharynx reprend sa forme normale, soit seulement par son élasticité propre (Ixodes), soit par son élasticité et par l'action des muscles constricteurs (Argas), en chassant le sang absorbé d'avant en arrière.

Musculature des pattes. — Je ne ferai pas la description détaillée des muscles des pattes et des palpes, car cette musculature est analogue à celle des muscles des appendices de la plupart des Arthropodes ; elle comprend une série de muscles extenseurs et rétracteurs de chaque article, reliant l'article précédent au suivant, et le dernier aux griffes.

Les palpes sont à quatre articles dont le dernier extrêmement réduit ; l'ensemble des deux palpes forme une double gouttière enfermant le rostre. Pendant la fixation, les palpes

s'écartent et s'appliquent par leur face creuse contre la peau de l'hôte.

Les pattes se divisent, d'après Neumann, en six articles, ou bien sept ou huit, par division de l'un ou de deux d'entre eux :

1° Article *tarse* munie de deux griffes et d'une caroncule ou ventouse ; cette ventouse n'existe pas chez les *Argasinæ ;*
2° — *protarse ;*
3° — *tibia ;*
4° — *fémur ;*
5° — *trochanter ;*
6° — *coxa* ou hanches immobiles.

Résumé. — Les muscles des Ixodes, comme ceux de la plupart des Arthropodes, sont des muscles striés, entourés d'une fine membrane anhyste ou sarcolème.

Les muscles du corps sont de grands muscles dorso-ventraux reliant les faces dorsales et ventrales de l'animal, suivant des alignements à peu près parallèles au plan médian.

Les muscles des pattes et de la région buccale sont très développés et montrent une striation transversale plus apparente que celle des muscles du corps.

CHAPITRE XII

ORGANES GÉNITAUX

J'étudierai successivement les organes génitaux du mâle et ceux de la femelle.

I. — ORGANES GÉNITAUX DU MALE

Les organes génitaux du mâle ont été indiqués d'une façon peu exacte par Heller [1858], comme étant constitués par un tube sinueux, traversant l'animal de droite à gauche et se renflant à ses deux extrémités en deux gros tubes débouchant extérieurement à la face ventrale. Près de l'orifice externe, Heller indique la présence de plusieurs paires de glandes annexes.

Pagenstecher, chez *Ixodes ricinus* [1861], donne peu de renseignements sur les organes génitaux ; ceux-ci consisteraient en une paire de glandes, des conduits déférents et des glandes annexes en cul-de-sac. En 1862, ce même auteur, chez *Argas reflexus*, indique une constitution analogue pour les glandes génitales; les glandes annexes sont nombreuses et multilobées.

Pagenstecher donne un dessin d'ensemble de ces organes ; depuis cette époque, aucune recherche n'ayant été faite sur cette question, ce sont toujours les figures données par cet auteur qui sont reproduites dans les ouvrages de zoologie ; il en est de même pour les glandes génitales de la femelle.

Brandes [1894], dans sa courte notice, indique simplement que les glandes sexuelles n'ont pas de longs conduits, mais

qu'elles sont constituées par une masse médiane avec de courts canaux, comme chez quelques *Phalangides*.

Au sujet des spermatozoïdes, nous trouvons quelques indications de Leydig [1855], de Heller et de Pagenstecher. D'après ce dernier auteur, les spermatozoïdes mûrs ont l'aspect de bâtonnets rigides, un peu renflés à leur extrémité.

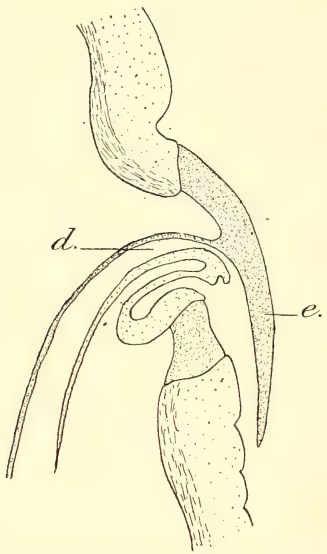


Fig. 78. — Coupe sagittale dans l'ouverture génitale mâle de *Hyalomma syriacum*, *e* plaquette chitineuse fermant l'ouverture externe, *d* conduit déférent (gr. 120).

J'ai repris, dans son ensemble, l'étude de ces organes génitaux si incomplètement décrits, et j'ai examiné plusieurs espèces : *Hyalomma syriacum*, *H. ægyptium*, *Dermacentor reticulatus* et *Hæmaphysalis coccinea*, qui toutes m'ont montré une très grande uniformité.

L'ouverture génitale est située sur la face ventrale, entre les hanches de la troisième paire de pattes chez les *Ixodinæ*, et dans l'espace compris entre les deux premières paires de pattes chez les *Argasinæ*.

L'ouverture génitale est recouverte par une plaquette chitineuse rigide, qui se présente, en coupe (fig. 78), sous forme d'un long bec fermant l'orifice extérieur et servant d'organe d'accouplement. L'armature génitale du mâle est complétée par les écussons anaux et adanaux, qui servent très probablement d'appareils de fixation pendant l'accouplement. Il n'existe pas de pénis, alors qu'il y en a un chez les *Prostigmates*.

Glande génitale. — Les testicules sont constitués par deux glandes tubulaires en forme de sacs repliés sur eux-mêmes, comme chez la plupart des Acariens. Ces glandes occupent toute la région centrale de l'animal ; elles naissent

dans la partie antérieure du corps, se dirigent vers l'arrière, passent sur la face dorsale, contournent la région postérieure où elles se réunissent, et viennent déboucher vers les glandes annexes en décrivant de nombreuses sinuosités.

Les testicules sont enveloppés d'une très fine membrane, probablement conjonctive, qui se prolonge dans la masse du testicule et délimite une série de compartiments.

Dans une précédente communication [1906 *(b)*], j'ai indiqué l'existence de deux formes de spermatozoïdes assez différentes l'une de l'autre. Avant de les décrire, voyons d'abord comment se fait l'évolution des cellules testiculaires.

Les premières divisions cellulaires se produisent dans la région tout à fait antérieure du testicule ; la zone germinative formée par l'ensemble des jeunes spermatogonies (pl. V, fig. 27), occupe l'extrémité proximale des tubes testiculaires, comme chez la plupart des Insectes. Le noyau de ces cellules est volumineux ; il se colore très fortement par les matières basiques ; son aspect est homogène et très granuleux. Au fur et à mesure du développement, le noyau devient plus grossièrement granuleux et se résout progressivement en petites sphérules (pl. V, fig. 28) ; en même temps la cellule augmente considérablement de volume. La partie protoplasmique de la cellule reste toujours très réduite par rapport au noyau.

En arrière de la zone germinative, les spermatocytes ou ampoules testiculaires se forment aux dépens des spermatogonies par le processus suivant : dans chaque ampoule testiculaire, les spermatogonies se disposent en rosette (pl. V, fig. 29), comme cela a lieu chez plusieurs Insectes et, en particulier, chez les *Hémiptères*, ainsi que l'ont constaté Montgomery et Henneguy. La rosette se dissocie et les noyaux des spermatocytes s'isolent petit à petit les uns des autres (pl. V, fig. 30). Au stade de division cellulaire suivant, les éléments du testicule se transforment en spermatides et se séparent les uns des autres. Les jeunes spermatides sont arrondies avec un petit noyau central et une zone protoplasmique réfrin-

gente, qui se condense à la périphérie de la cellule (pl. VI, fig. 31).

A ce moment de leur développement, les éléments séminaux se mettent à évoluer différemment, suivant qu'ils donneront l'une ou l'autre forme de spermatozoïdes.

I. — La jeune spermatide se divise par une cloison transversale en deux cellules d'inégale valeur et dont une seule, celle qui renferme la zone protoplasmique dense, évoluera en spermatozoïde. Je n'ai pu suivre d'une façon certaine la destinée de l'autre cellule ; je crois, toutefois, qu'elle est graduellement résorbée pendant le développement du spermatozoïde et qu'elle servira de nourriture à celui-ci.

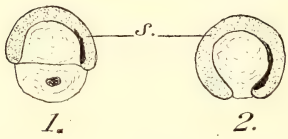


Fig. 79. — Développement d'un spermatozoïde en bâtonnet de *Hyalomma ægyptium*, *s* spermatozoïdes (gr. 600).

La partie réfringente du protoplasma (futur spermatozoïde), se condense sous forme d'un court bâtonnet incurvé et embrassant partiellement la cellule (fig. 79, *1)*. Le noyau du spermatozoïde, très difficile à apercevoir, est constitué par un court filament granuleux accolé contre le bord de l'élément reproducteur. Au fur et à mesure du développement, le spermatozoïde enveloppe de plus en plus la cellule mère (fig. 79, *2)* et finit par la résorber totalement ; en même temps, son noyau s'allonge.

Arrivé à son complet développement, le spermatozoïde se présente sous la forme d'un bâtonnet cylindrique très légèrement, et graduellement renflé vers la partie antérieure qui renferme le noyau ; il mesure 95 à 100 μ de long sur 3 à 4 μ de large (pl. VI, fig. 35).

La partie centrale du spermatozoïde est formée par un protoplasma réfringent et peu colorable, entouré d'une zone plus claire et fixant facilement l'éosine. Cette zone périphérique est douée de mouvements améboïdes assez faibles ; elle peut se renfler plus ou moins, et principalement aux deux

extrémités du spermatozoïde. La partie axiale réfringente reste, au contraire, régulièrement cylindrique.

Le noyau est représenté par un long filament très granuleux et très colorable, situé tout à fait sur le bord du spermatozoïde dans la zone protoplasmique périphérique entourant l'élément reproducteur (pl. VI, fig. 34). Ce noyau s'étend depuis la partie antérieure du spermatozoïde jusqu'aux trois quarts de la longueur de celui-ci; il est filiforme et mesure 60 à 65 μ de long.

Le spermatozoïde est animé de mouvements lents, d'oscillation latérale, et d'inflexion sur lui-même, comme le montre

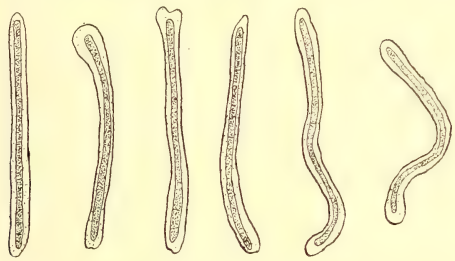


Fig. 80. — Positions successives prises par un spermatozoïde en bâtonnet de *Hyalomma ægyptium* en l'espace d'une minute (gr. 300).

les six schémas successifs (fig. 80) dessinés en une minute. Ces spermatozoïdes rappellent un peu ceux décrits par Sig Thor [1903], chez les *Prostigmates;* mais chez ces derniers les spermatozoïdes ont une tête assez volumineuse qui renferme le noyau.

Cette forme de spermatozoïde est plus fréquente que la suivante.

II. — Dans le second cas, les spermatides ne se divisent pas en deux cellules, mais évoluent entièrement en spermatozoïdes. La zone protoplasmique, dense, périphérique, se porte à l'un des pôles de la spermatide en entraînant avec elle le noyau de la cellule (pl. VI, fig. 32 et 33). Cette zone réfringente, qui donnera la partie principale du spermatozoïde, se condense

sous forme d'une calotte surélevée. Le noyau contenu dans la calotte reste régulièrement sphérique pendant les premières phases de ce développement (fig. 81, *1*, *2*, *3)*.

En même temps, au pôle opposé, le protoplasma se réduit à une simple membrane, limitant la partie protoplasmique plus claire, qui occupait le centre de la spermatide.

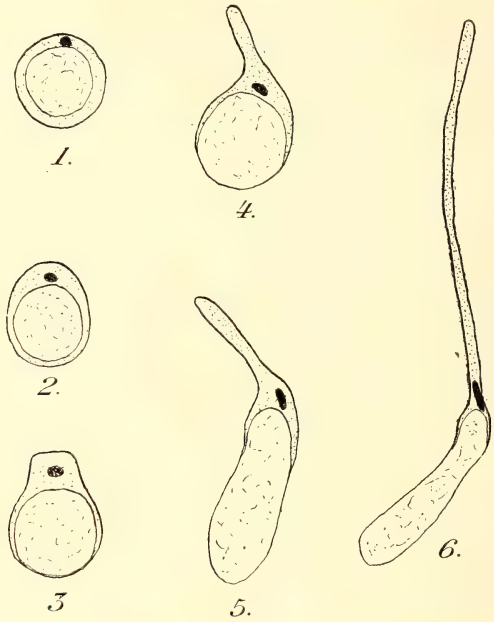


Fig. 81. — Développement d'un spermatozoïde filiforme de *Hyalomma ægyptium* (gr. 600).

La calotte protoplasmique émet un prolongement qui s'allonge et s'effile de plus en plus, tandis que le noyau devient légèrement ellipsoïdal, tout en restant à la même place vers la base de la calotte (fig. 81, *4*, *5*, *6)*.

La partie opposée à la calotte s'étire également, mais dans des proportions beaucoup moindres, et prend l'aspect d'une cupule allongée à parois minces; elle renferme le protoplasma peu condensé qui s'est partiellement résorbé durant l'évolution du spermatozoïde.

Arrivé à son complet développement, le spermatozoïde se

présente sous forme d'un long filament homogène de 240 à 260 μ de long sur 1 à 1,5 μ de large (pl. VI, fig. 36). Ce filament, très fréquemment recourbé sur lui-même à son extrémité, se termine par une cupule allongée d'où s'échappe du protoplasma diffluent, doué de mouvements améboïdes.

Le noyau de ce spermatozoïde est situé dans la partie basale de la cupule; il est ovalaire, allongé et très finement granuleux.

Ces spermatozoïdes, moins fréquents que les précédents, sont animés comme eux de mouvements d'oscillation latérale.

Je propose pour les premiers le nom de *spermatozoïdes en bâtonnet*, et pour les seconds, celui de *spermatozoïdes filiformes à cupule.*

Le dimorphisme des spermatozoïdes a déjà été signalé chez un très grand nombre d'animaux appartenant à des groupes zoologiques divers; mais ce dimorphisme est très variable suivant les animaux que l'on étudie. Il peut se traduire soit simplement par des modifications dans la taille et dans la forme des spermatozoïdes, sans pour cela que leur aspect général en soit très changé, soit par des différences essentielles portant sur la nature même des spermatozoïdes. Ceux-ci prennent naissance dans des cellules mères morphologiquement différentes et, par suite, les deux espèces de cellules reproductrices n'ont aucun rapport entre elles.

Nous allons étudier ces différents types de spermatozoïdes, et voir s'il est possible de rattacher les formes anormales, que j'ai décrites chez les Ixodes, à l'une quelconque des formes déjà connues chez d'autres animaux.

Avant de commencer cette étude, je dois dire qu'il est hors de doute qu'on ne peut songer à expliquer d'une façon générale l'origine des spermatozoïdes atypiques, car ils n'ont pas partout la même signification. Ce qui peut être vrai, comme nous le verrons plus loin, pour les Prosobranches, par exemple, ne le sera sûrement pas pour les Vertébrés ou pour les Arthropodes; et réciproquement.

Bromann [1902] distingue quatre types de spermatozoïdes anormaux :

1° Les spermatozoïdes qui ne diffèrent des spermatozoïdes normaux que par leur taille ;

2° Les spermatozoïdes qui possèdent une tête et plusieurs queues ;

3° Les spermatozoïdes qui possèdent plusieurs têtes et une ou plusieurs queues ;

4° Les spermatozoïdes spéciaux qui diffèrent entièrement, par de nombreux caractères, de ceux considérés comme typiques.

Le premier cas, assez fréquent, est facile à expliquer ; ces spermatozoïdes nains ou géants proviennent de spermatocytes qui, par suite d'une abondance plus ou moins grande de substance nucléaire ou plasmatique, ont acquis un développement anormal. Les deuxième et troisième cas ont probablement pour origine la soudure de plusieurs cellules, avec atrophie partielle de quelques-unes d'entre elles.

Ces trois premières formes se ramènent donc simplement à des irrégularités de développement. Ce sont à ces formes que peuvent se rattacher les spermatozoïdes décrits par Henking [1891], et Wilcox [1895], et Montgomery [1898], chez divers *Hémiptères;* ces auteurs ont constaté l'existence de spermatides trois à quatre fois plus grosses que les spermatides normales. Hennguy, chez plusieurs *Orthoptères*, a également signalé des spermatides et des spermatozoïdes sensiblement plus gros que les éléments normaux, et renfermant des noyaux volumineux, constituant ainsi des spermatozoïdes géants. Chez le *Peripatus*, Prenant [1890] a trouvé des spermatozoïdes anormaux à tête ellipsoïdale, tandis que la forme normale possède une tête cylindrique très allongée ; Prenant considère que ces formes anormales sont dues à de simples irrégularités de développement. Des cas analogues ont encore été remarqués chez des *Crustacés*, des *Myriapodes*, des *Rotifères* et des *Vertébrés*. Chez ces derniers, des recherches nombreuses ont été

faites par La Valette-Saint-Georges [1865-1875], Wiedersperg [1885], Bromann [1902], Ballowitz [1888, 1891, 1902]. Ce dernier auteur a découvert récemment [1906], chez *Rana muta*, en dehors de la forme typique des éléments séminaux à tête longue, fine et pointue, des spermatozoïdes à tête sphérique, plus ou moins irrégulièrement arrondie. Entre ces deux formes extrêmes, Ballowitz a trouvé tous les intermédiaires, représentés par des formes à tête allongée, constituant une série de termes de passage.

Dans tous les cas que nous venons de voir, on ne peut pas parler d'un véritable dimorphisme de spermatozoïdes.

Nous allons étudier maintenant des cas beaucoup plus curieux, où il existe une double spermatogénèse, qui conduit à la formation de deux types de spermatozoïdes absolument différents, correspondant au quatrième type de Bromann.

Chez les *Prosobranches*, et en particulier chez le *Murex*, Kœhler [1888] a étudié deux catégories d'éléments séminaux bien distincts, dans les testicules : les spermatozoïdes filiformes et les spermatozoïdes vermiformes. Les premiers dérivent de petites spermatogonies, dépourvues de membrane, qui évolueront normalement en spermatozoïdes filiformes ; les seconds proviennent de cellules mères, plus volumineuses, à contours nets.

Au cours du développement, les deux formes de cellules mères évoluent différemment, et deviennent de plus en plus dissemblables.

Kœhler, reprenant l'hypothèse de Brunn, considère les spermatozoïdes filiformes comme des spermatozoïdes normaux, tandis que les spermatozoïdes vermiformes, beaucoup plus volumineux que les autres, auraient la valeur morphologique d'ovules, comme le montrent les premières phases de leur développement.

Ces éléments « ... communiquent à la glande génitale qui les produit, les caractères d'un organe hermaphrodite. Ils représentent peut-être, dans le testicule des Prosobranches

supérieurs, les ovules produits par la glande génitale des types hermaphrodites, qui se sont détachés de la souche des Prosobranches, en même temps que les premiers représentants de ces Prosobranches supérieurs (Monotocardes) faisaient leur apparition ».

Meves [1901, 1903] reprend ces recherches sur les formes doubles de spermatozoïdes chez *Paludina* et chez *Pygæra*. Chez la Paludine, Meves trouve un parallélisme complet entre les deux formes ; il désigne les spermatozoïdes filiformes sous le nom de spermies eupyrènes, indiquant ainsi qu'ils contiennent la quantité normale de chromatine, après la réduction des deux divisions de maturation. Les spermatozoïdes vermiformes, qu'il appelle spermies oligopyrènes, ne renfermant qu'un seul chromosome, seraient cependant de vrais spermatozoïdes, mais de forme rudimentaire.

Chez plusieurs *Lépidoptères* et en particulier chez *Pygæra*, Meves reconnaît des formes eupyrènes et apyrènes, ces dernières, provenant de spermatides dont les noyaux dégénèrent. Elles ne donnent plus que des éléments constitués par un flagellum, dont l'extrémité est occupée seulement par un corpuscule central, représentant la tête du spermatozoïde.

Bouin [1903] a également décrit chez *Scolopendra* des spermies de tailles très différentes mais de même structure, et auxquelles il a donné les noms de eupyrène et de oligopyrène.

Auerbach [1893], qui avait trouvé chez *Dytiscus* des formes analogues à celles que décrivait plus tard Meves chez les *Lépidoptères,* avait admis que les spermatozoïdes vermiformes devaient exercer une influence accélératrice sur le développement des formes filiformes, et faciliter leur évolution.

Meves considère cette théorie comme fausse sans pouvoir en démontrer l'inexactitude ; il admet que la forme oligopyrène de *Paludina* et la forme apyrène de *Pygæra* auraient un rôle dans la fécondation, et seraient susceptibles de provoquer, aussi bien que les formes eupyrènes, le développement de l'œuf. Mais, puisqu'il est admis, du moins par certains bio-

logistes, que l'hérédité ancestrale résiderait dans le noyau, les individus nés d'ovules fécondés par les spermatozoïdes oligopyrènes *(Scolopendra)* ne posséderaient qu'un quart de l'énergie héréditaire du père et trois quarts de celle de la mère. Les spermatozoïdes apyrènes *(Pygæra)* ne pourraient que déterminer la segmentation de l'œuf, sans lui apporter aucune énergie ancestrale paternelle ; cet œuf donnerait donc un individu qui ne posséderait que les caractères héréditaires de la mère.

Cette théorie ne peut s'accorder avec les faits récemment décrits par Godlewski [1906] ; cet auteur a en effet réussi à féconder des ovules anucléés d'Oursins par des spermatozoïdes de Comatules, et a obtenu des larves Pluteus : dans ce cas particulier, nous voyons nettement que le noyau du spermatozoïde n'apporte aucun caractère héréditaire.

Le cas cité par Godlewski s'accorde bien avec la théorie des ovistes qui, plaçant dans l'ovule tous les caractères héréditaires de l'espèce, ne donnent au spermatozoïde qu'un rôle secondaire, caractérisé par l'énergie nécessaire qu'apporte l'élément mâle au développement de la cellule femelle.

Ainsi le spermatozoïde ne jouerait, vis-à-vis de l'ovule, qu'un rôle analogue à celui de certaines substances chimiques (chlorure de magnésium, etc.) ou de certaines actions physiques (agitation prolongée du milieu) qui peuvent provoquer la segmentation d'ovules non fécondés.

Chez les Orthoptères, Mac Clung [1901] a décrit des spermatozoïdes qui diffèrent des formes normales par la présence d'un chromosome accessoire. Ce chromosome se transmettrait des spermatogonies aux spermatocytes, puis, après s'être divisé en deux, passerait dans deux sur quatre des spermatides, dérivant de chaque spermatocyte. Ainsi, parmi les spermatozoïdes, la moitié posséderait ce chromosone accessoire et l'autre moitié en serait dépourvue. D'après Mac Clung, ce chromosome accessoire déterminerait le sexe mâle ; les spermatozoïdes privés du chromosome n'engendreraient que des femelles.

Quoi qu'il en soit, pour connaître le rôle de ces éléments anormaux, il faudrait prouver par des expériences de fécondation sous le microscope :

1° Que la pénétration du zoosperme dans l'ovule est possible ;

2° Qu'il y a fécondation et développement de l'œuf. Il est du reste probable que ces formes différentes sont susceptibles de féconder l'ovule ; elles n'offrent pas, en effet, dans la majorité des cas, d'obstacles mécaniques à leur pénétration.

En dehors de ce rôle physiologique, quelle est la valeur morphologique de ces éléments ?

Nous avons vu que, chez le *Murex*, Kœhler considère le type vermiforme comme représentant des ovules dégénérés d'une glande hermaphrodite, qui a fait son apparition chez d'autres *Prosobranches*. Meves n'admet pas cette théorie, mais n'en formule pas d'autres.

Quoiqu'on ait signalé également la présence accidentelle d'ovules dans le testicule de certains *Isopodes*, *Phalangides*, et de quelques *Batraciens*, on ne doit voir là, je crois, que des formes anormales hermaphrodites, et se garder de toute espèce de généralisation d'une théorie propre à un groupe d'animaux particuliers.

Je laisse de côté le cas tout à fait spécial de *Cybister rœseli* où Voïnov [1903] a décrit une spermatogénèse d'été et une spermatogénèse anormale d'hiver ; et j'aborderai l'étude de la signification hypothétique des spermatozoïdes des Ixodes où, comme nous l'avons vu, ces éléments diffèrent non seulement par la taille, par la forme générale, mais aussi par leur mode de développemet.

Chez les Ixodes, quoiqu'il me paraisse difficile de déterminer avec certitude quelle est celle des deux formes que l'on doive considérer comme anormale (car en dehors de toute expérimentation, on ne peut procéder que par analogie), je crois que la forme la plus fréquente est la forme atypique. En effet, les spermatozoïdes en bâtonnet sont plus ramassés,

moins effilés que les autres, et d'autre part leur noyau filiforme granuleux a les caractères d'un noyau en voie de dégénérescence. Chez les spermatozoïdes vermiformes du *Murex*, le noyau est également représenté, soit par des granulations isolées, soit par une fine traînée nucléaire traversant l'élément reproducteur dans presque toute sa longueur, et indiquant ainsi sa dégénérescence. Ces spermatozoïdes en bâtonnet se rapprocheraient donc un peu des formes oligopyrènes de Meves.

Au contraire, les spermatozoïdes filiformes à cupule sont beaucoup plus effilés et ont un noyau régulièrement ovalaire typique. Quoique cette forme soit moins fréquente que la précédente, je suis porté à la considérer comme représentant la forme normale.

Comme je l'ai dit en commençant cette étude, aucune théorie générale ne peut expliquer dans tous les cas ni l'origine, ni la valeur des spermatozoïdes anormaux; cependant je crois que la comparaison du développement de l'ovule et du spermatozoïde peut, en particulier chez les Ixodes, indiquer la signification de ces éléments séminaux.

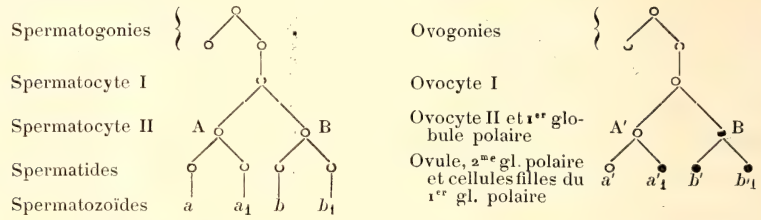
Les éléments sexuels mâles et femelles sont identiques pendant les périodes de multiplication et d'accroissement, c'est-à-dire jusqu'au moment où, d'une part, l'ovocyte de première génération va expulser les globules polaires [1] et où, d'autre part, le spermatocyte de premier ordre se divise en deux spermatocytes de deuxième ordre ; il n'y a donc pas de raison pour ne pas pousser plus loin l'homologation de ces éléments reproducteurs.

L'ovocyte de première génération donnant deux cellules physiologiquement identiques, mais morphologiquement inégales, on peut admettre que le spermatocyte de premier

[1] On sait que les globules polaires ne sont autres que des ovules rudimentaires, comme l'a montré Giard [1889], et peuvent même être fécondés et se développer partiellement, comme Francotte [1898] l'a constaté chez les *Polyclades*.

ordre donnera également un spermatocyte de deuxième ordre A, homologue de l'ovocyte de deuxième ordre A′, et un autre spermatocyte de deuxième ordre B, homologue du premier globule polaire B′.

Le même raisonnement peut s'appliquer aux spermatides qui évolueront en spermatozoïdes a, a_1, b, b_1, issus de A et de B, et qui seront respectivement homologues de l'ovule a' et des globules polaires a'_1, b', b'_1.



On peut ainsi admettre que les spermatozoïdes issus du spermatocyte B sont les homologues du premier groupe des globules polaires, et que l'un des spermatozoïdes provenant du spermatocyte A correspond au deuxième globule polaire, tandis que l'autre est l'homologue de l'ovule a'.

Les spermatozoïdes, correspondant aux globules polaires, seraient les formes oligopyrènes et apyrènes qui, comme les globules polaires, seraient susceptibles d'un certain développement.

Le cas de *Scolopendra* vient à l'appui de cette théorie ; les spermatozoïdes eupyrènes et oligopyrènes ne diffèrent, comme les ovules et les globules polaires, que par la quantité de substance qu'ils renferment.

Chez les *Ixodes*, les spermatozoïdes en bâtonnet, considérés comme anormaux, étant sensiblement plus fréquents que les spermatozoïdes filiformes, on peut homologuer les premiers aux trois globules polaires, issus d'une même gonie, tandis que les autres seraient l'homologue de l'ovule, dérivant de la même cellule mère.

En admettant cette hypothèse de l'origine des formes anormales, on peut envisager les cas de divers groupements con-

stitués par un nombre plus ou moins grand de chacune des deux formes.

En effet, suivant que le spermatocyte A donnera soit un spermatozoïde a homologue de l'ovule a' et un autre a_1, homologue du globule polaire a'_1, soit deux spermatozoïdes a et a_1 homologues à deux ovules, on pourra avoir une forme normale pour trois anormales, ou autant de formes normales que d'anormales (tel est le cas des Orthoptères décrits par Mac Clung), etc.

Cette théorie purement hypothétique, très loin d'être applicable à tous les cas, paraît assez satisfaisante pour expliquer la prédominance de l'une des deux formes sur l'autre.

Ainsi ces formes anormales, que j'homologue à des globules polaires, représenteraient, par rapport au spermatozoïde normal, ce que représentent les globules polaires par rapport à l'ovule. Elles rappelleraient que la glande génitale, indifférente au début, peut conserver, en se différenciant chez le mâle, les caractères évolutifs de l'ovaire chez la femelle.

De l'étude de ces différentes formes de spermatozoïdes atypiques, nous pouvons essayer d'établir une classification basée sur la signification morphologique de ces divers types :

1° Spermatozoïdes anormaux, caractérisés par une anomalie dans le développement : monstruosités ;

2° Spermatozoïdes anormaux, à caractères ovulaires, représentant, dans le testicule, les ovules produits par la glande génitale des types hermaphrodites voisins ;

3° Spermatozoïdes anormaux à chromatine réduite ou à forme spéciale qui peuvent être homologués à des globules polaires.

Quant au rôle physiologique de ces éléments séminaux, on peut, mais sans aucune preuve et en admettant les différentes hypothèses, les classer en :

1° Spermatozoïdes incapables de jouer un rôle dans la fécondation ;

2° Spermatozoïdes capables de provoquer la segmentation

de l'ovule, mais sans lui apporter les caractères héréditaires du père ;

3° Spermatozoïdes déterminant, en même temps que la segmentation, le sexe du nouvel animal formé.

Conduits déférents et glandes annexes. — Les conduits déférents, au nombre de deux, sont normalement assez fins ; mais vers le moment de l'accouplement, ils se gonflent de spermatozoïdes et arrivent à occuper un volume considérable. Leur enveloppe est constituée par une tunique fibril-

Fig. 82. — Paroi d'un conduit déférent de *Hyalomma syriacum*, *n* noyau (gr. 800).

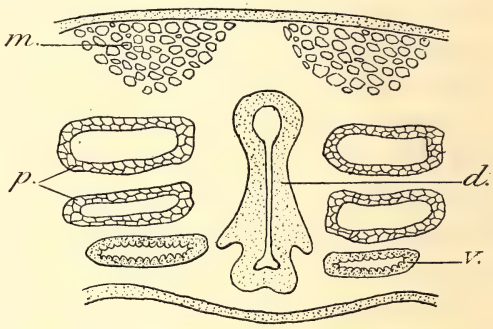


Fig. 83. — Coupe transversale schématique montrant la disposition des glandes génitales annexes mâles, *m* muscles rétracteurs des chélicères, *d* glande médio-dorsale, *v* glande ventrale, *p* glandes postérieures (gr. 40).

laire à cellules non délimitées, et présentant des noyaux du côté interne (fig. 82).

Les conduits déférents décrivent de nombreuses circonvolutions dans la région antérieure du corps, avant de venir déboucher dans l'orifice génital.

Dans ce même orifice, aboutissent aussi de nombreuses glandes annexes (fig. 83 et pl. III, 18 et 19) qui occupent toute la région médiane de l'animal. Ces glandes, comme je l'ai déjà indiqué [1906 *(b)*], peuvent, d'après leurs positions et leur structure histologique, être réparties en trois groupes :

1° Une paire de glandes annexes médianes en grande partie soudées suivant l'axe de l'animal et occupant tout le centre

du corps. Cette glande (pl. V, fig. 25) est formée par des cellules hautes à très nombreux noyaux, répartis inégalement dans toute l'épaisseur de l'épithélium. Les noyaux sont toutefois plus nombreux vers la base des cellules que vers leur extrémité libre, où ils sont allongés suivant la direction des cellules. Dans la lumière de la glande on trouve de nombreuses gouttelettes protoplasmiques, constituant une sécrétion spéciale.

Cette glande, d'origine paire, a la forme d'un large sac incurvé vers la face dorsale : les cellules de la région supérieure de ce sac sont moyennement hautes ; au contraire, celles de la région inférieure sont très allongées (pl. III, fig. 19). Par une double coloration : hémalun-éosine, les parties inférieures des cellules prennent une teinte violacée, à cause de la grande abondance des noyaux, tandis que, vers leurs bords libres, elles se colorent uniformément en rose.

2° Une paire de petites glandes annexes situées contre la face ventrale de l'animal ; ces glandes s'étendent sous forme de deux bandes parallèles au-dessous des précédentes. Elles sont caractérisées par des cellules assez volumineuses et de grosseur inégale, qui sécrètent de grosses gouttelettes protoplasmiques (pl. II, fig. 24).

Ces cellules possèdent des noyaux de deux formes différentes. A la base de chaque élément se trouvent un ou deux gros noyaux volumineux de forme à peu près régulièrement ovalaire ; tandis que, dans le corps de la cellule ou vers sa partie libre, il n'y a que de petits noyaux ovoïdes.

Ces glandes débouchent séparément à la base de l'ouverture génitale.

3° Une paire de longues glandes tubulaires, contournées plusieurs fois sur elles-mêmes, occupant une situation postérieure par rapport aux deux précédentes, et débouchant de chaque côté de l'ouverture génitale.

Ces glandes (pl. V, fig. 26) sont constituées par des cellules toutes de même hauteur, intimement unies les unes aux autres, et présentant un bord libre à peu près rectiligne. Leur proto-

plasma est réticulaire et renferme de petits noyaux irrégulièrement disséminés.

Elles occupent un volume considérable par rapport aux deux précédentes, et sécrètent un liquide homogène qui remplit toute la lumière de la cavité glandulaire.

Toutes ces glandes, dont les sécrétions servent très probablement à diluer les spermatozoïdes et à faciliter leurs mouvements, débouchent ensemble dans l'orifice génital.

II. — ORGANES GÉNITAUX DE LA FEMELLE

Les organes génitaux de la femelle sont, d'après Treviranus [1832], formés de deux larges vaisseaux qui se réunissent vers l'orifice sexuel, ce dernier s'ouvrant sur la poitrine. Heller [1858] a reconnu un ovaire, deux conduits ovariques, un utérus et une gaine utérine chitineuse. L'ovaire est situé en avant de l' « anus » et s'étend au-dessus du « cloaque ». Des deux côtés de l'ovaire sortent deux conduits tortueux, qui se dirigent en avant, se recourbent en arc, et viennent aboutir dans l'utérus. De chaque côté de l'utérus se trouvent deux petites glandes annexes à contenu brunâtre.

Pagenstecher [1861-1862] soit chez les *Ixodes*, soit chez les *Argas*, reconnaît la même disposition et confirme les observations de Heller.

Les observations, assez justes, de ces auteurs sont cependant encore incomplètes et nécessitaient de nouvelles recherches.

Comme pour les organes génitaux du mâle, aucun travail n'a été publié depuis ceux de Pagenstecher sur cette question.

Les organes génitaux de la femelle s'ouvrent sur la face ventrale dans une position analogue à celle de l'ouverture des organes génitaux du mâle, mais un peu plus en avant du corps. L'ouverture femelle fait une très légère saillie à la surface des téguments, et n'est protégée par aucun organe spécial (fig. 84). A l'ouverture fait suite une gaine chitineuse, qui, en

coupe transversale, paraît très fortement plissée (fig. 85) et dont l'ensemble a une forme ovale, allongée transversalement.

De cette gaine chitineuse ou utérus partent deux conduits, les oviductes, repliés plusieurs fois sur eux-mêmes et aboutissant à la base de l'ovaire.

L'enveloppe des oviductes est constituée par une tunique élastique à cellules non délimitées entre elles, et à très gros

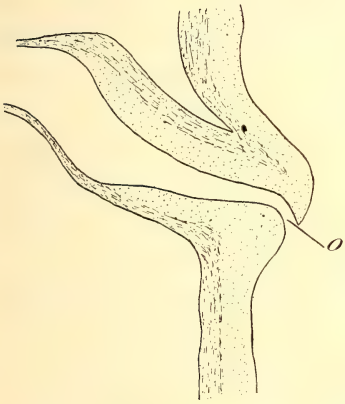


Fig. 84. — Coupe sagittale de l'ouverture génitale femelle de *Hyalomma syriacum*, *o* ouverture génitale (gr. 235).

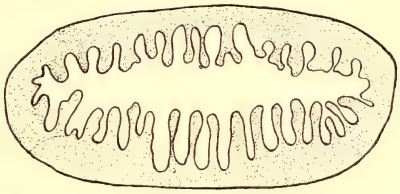


Fig. 85. — Coupe frontale dans l'ouverture génitale femelle de *Ixodes hexagonus*, montrant les replis chitineux de la paroi (gr. 400).

Fig. 86. — Paroi de l'oviducte d'*Ixodes hexagonus*, *n* noyaux (gr. 665).

noyaux ; ceux-ci occupent une place considérable dans l'épaisseur de cette tunique (fig. 86).

Après l'accouplement, les oviductes sont remplis par les spermatozoïdes ; très souvent, ils forment de gros amas ovoïdes (pl. III, fig. 14) qui distendent les conduits. Ceux-ci, en se dilatant, présentent un aspect noduleux comme l'avait remarqué Pagenstecher. Chez les *Hydrachnides*, ces élargissements de l'oviducte ont reçu le nom de *receptaculum seminis ;* je ne crois pas que chez les *Ixodidæ* on doive leur attribuer une dénomination spéciale, car, d'une part, leur position et leur nombre est très variable, et, d'autre part, l'oviducte n'est pas modifié en ces régions.

La fécondation se fait dans les oviductes comme cela a lieu très vraisemblablement chez les *Prostigmates*.

Au point où les oviductes débouchent dans l'utérus on trouve, situées de part et d'autre de l'ouverture génitale, deux petites glandes annexes. Ces glandes sont formées de deux tubes courts à épithélium cylindrique ; les cellules présentent à leur base un gros noyau (fig. 87). Je n'ai pas trouvé dans ces glandes de sécrétion spéciale à des époques éloignées de la ponte ; mais, peu avant le dépôt des œufs, ces glandes renferment un liquide brunâtre qui se déverse sur les œufs et sert à les protéger contre la dessiccation.

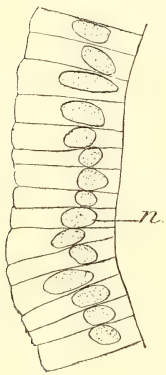


Fig. 87. — Glande génitale annexe femelle de *Ixodes hexagonus*, *n* noyaux (gr. 665).

L'ovaire arrivé à son complet développement chez l'adulte a, comme chez la nymphe, l'aspect général d'un V ou d'un fer à cheval, et il s'étend sous forme de deux longues cornes jusqu'à la base du cerveau. Postérieurement, ces deux cornes se réunissent en une large masse centrale située au-dessus de la vessie urinaire.

Les éléments les plus jeunes de l'ovaire, comme ceux du testicule, se trouvent à l'extrémité antérieure de la glande. Les ovogonies se divisent activement ; leurs noyaux sont souvent disposés à la périphérie des compartiments de l'ovaire. Peu après, ces cellules augmentent de volume et leurs noyaux deviennent de plus en plus nets (pl. IV, fig. 23).

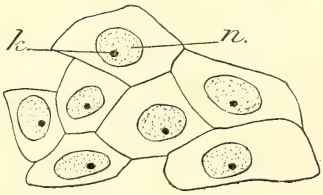


Fig. 88. — Coupe dans l'ovaire de *Ixodes hexagonus* adulte, *n* noyaux, *k* nucléole (gr. 300).

Les filaments de chromatine, très visibles dans les noyaux des cellules jeunes, disparaissent rapidement, et ceux-ci prennent un aspect homogène à mesure que les ovogonies se transforment en ovocytes.

Les ovules comprimés les uns contre les autres sont plus ou moins polygonaux (fig. 88) par suite de la compression qui s'exerce entre eux. Leur nucléole

est bien distinct, mais c'est surtout après la fécondation qu'il deviendra très visible.

Il m'a semblé que toutes les cellules de l'ovaire évoluaient en ovules ; je n'ai pas trouvé de cellules vitellogènes dans les gaines ovariques.

Au moment de la ponte, on trouve quelquefois, cheminant dans les oviductes, des œufs fécondés avec un noyau et un nucléole très net. Les œufs ont pris alors leur forme générale ovoïde ; une fois pondus, ils mesurent, suivant les espèces, de 500 à 700 μ de longueur sur 350 à 450 μ de largeur.

L'œuf, très riche en vitellus, est enveloppé d'un chorion mince, homogène et sans aucune ornementation extérieure.

Résumé. — A. Les organes génitaux du mâle sont constitués par une paire de volumineux testicules ; les canaux déférents, fortement extensibles, acquièrent un développement considérable au moment de l'accouplement. Il existe deux formes de spermatozoïdes : les uns représentés par une sorte de bâtonnet cylindrique avec un long noyau filiforme ; les autres constitués par un long filament terminé par une cupule d'où s'échappe du protoplasma diffluent. Ces deux formes de spermatozoïdes sont animées de lents mouvements d'oscillation latérale.

D'importantes glandes annexes, formant trois groupes à structure histologique différente, débouchent dans l'orifice génital à côté des conduits déférents.

Ces glandes annexes comprennent :

1° Une paire de glandes soudées suivant la ligne médiane : *glande médio-dorsale ;*

2° Une paire de glandes situées contre la face ventrale : *glandes ventrales ;*

3° Une paire de longues glandes s'étendant en arrière des précédentes : *glandes postérieures.*

L'ouverture génitale mâle est fermée par une plaquette de chitine rigide, servant d'organe d'accouplement.

B. Les organes génitaux de la femelle comprennent une paire d'ovaires, soudés postérieurement, et se prolongeant en avant par deux cornes latérales.

Les oviductes, longs et contournés sur eux-mêmes, débouchent dans un vagin chitineux et plissé, après avoir reçu la sécrétion de deux petites glandes annexes, situées de part et d'autre de l'utérus.

L'ouverture génitale s'ouvre librement à l'extérieur.

On trouve, après l'accouplement, dans les oviductes, de gros amas globuleux de spermatozoïdes ; c'est là qu'a lieu la fécondation des œufs.

CHAPITRE XIII

ACCOUPLEMENT ET PONTE

Par suite du dimorphisme sexuel assez considérable qui existe chez les Ixodes, la vraie nature des mâles n'est connue que depuis relativement peu de temps.

On les avait pris autrefois, vu leur petitesse, pour des parasites des femelles gorgées de sang. Fabricius, en 1800, avait observé un accouplement, mais s'était mépris sur la nature du phénomène qu'il avait vu ; il écrivait : « On rencontre souvent une petite tique en train d'en sucer une grande. » Il n'avait pas reconnu que c'était un mâle, et ne s'était pas rendu compte de la fonction qu'il accomplissait.

Avant Fabricius, de Geer, vers 1775, avait reconnu et décrit l'accouplement, mais par suite d'une erreur curieuse, qui s'est perpétuée presque jusqu'à ces dernières années, il crut que le mâle introduisait son rostre dans l'ouverture génitale de la femelle. Quarante ans plus tard, Muller [1816] vit à nouveau des mâles ; il crut au prétendu rôle du rostre dans la copulation, et à son introduction dans l'ouverture génitale de la femelle.

Dugés [1834], consacrant un chapitre spécial aux Ixodes, décrit exactement les ouvertures génitales du mâle et de la femelle ; en étudiant de près la copulation, il reconnaît l'erreur de l'observation de de Geer, et montre clairement que le rostre n'a rien à voir dans l'accouplement.

Géné [1848] croit non seulement à l'introduction du rostre du mâle dans le vagin de la femelle, mais même, lui fait jouer

un rôle important dans la perforation « d'una pellicola, o di una specie d'imenio » que possèdent certaines femelles « che io presuma di virginità ».

Géné arrive ainsi à attribuer au rostre un double rôle : après avoir servi à l'alimentation, le rostre sert à l'accouplement. Cet auteur prétend avoir vu trois mâles ayant introduit simultanément leur rostre dans l'ouverture génitale d'une femelle.

D'où peuvent provenir ces erreurs d'observation ? Probablement du fait que le rostre du mâle est généralement très rapproché de l'ouverture génitale de la femelle pendant l'accouplement, et qu'il se trouve pris alors dans un profond repli entre le rostre et la paroi du corps de celle-ci.

Je cite pour mémoire l'opinion de Lignières [1900] : « A la partie postérieure du corps (chez le mâle), on voit un petit prolongement qui n'est autre que le pénis..... il est probable que le mâle introduit son pénis dans la fente vulvo-anale. » Pour Lignières, l'accouplement serait fugace et s'effectuerait pendant la nuit ; il considère le mâle comme un animal agile, noctambule et ardent[1] !

Pagenstecher [1861] est le premier auteur qui ait reconnu le vrai mécanisme de l'accouplement, et décrit l'ouverture génitale du mâle, jusqu'alors peu et même pas connue. J'ai pu confirmer les observations de Pagenstecher, tout au moins sur les points principaux. L'accouplement, tel que je l'ai vu chez de nombreux exemplaires, a lieu de la façon suivante :

Le mâle se fixe ventre à ventre contre la femelle, et applique l'extrémité de son rostre contre la base de celui de la femelle, ou l'enfonce dans la peau de l'hôte auprès du rostre de celle-ci. De cette façon, les ouvertures génitales des deux sexes se trouvent en regard l'une de l'autre. Pour assurer la stabilité

[1] Ce ne sont pas les seules erreurs de cet auteur ; il trouve l'anus des larves situé sur la face dorsale et, chez les femelles, une ouverture vulvo-anale.

de leurs positions respectives, le mâle saisit avec ses pattes antérieures la base du rostre de la femelle, et, avec les griffes de ses pattes II, III et IV, les hanches I, II et III de la femelle. Ce mode de fixation lui permet de se rapprocher et de s'accoler étroitement contre elle.

La plaquette chitineuse du mâle, qui est non pas un pénis, mais simplement un organe d'accouplement, s'introduit dans l'ouverture génitale et sert à maintenir le vagin ouvert.

Pendant la copulation, la femelle reste généralement fixée sur son hôte, dans la position normale. Cet accouplement ainsi que l'ont observé à plusieurs reprises Megnin [1880-1892], d'autres auteurs, et moi-même, dure plusieurs heures et même un jour à un jour et demi ; mais pendant ce temps la femelle n'agite pas ses pattes « con i spasmi di voluttà », comme le veut Géné [1848].

Une fois l'acte copulateur terminé, le mâle se détache et ne tarde pas à mourir. La femelle, à son tour, quitte son hôte, et se laisse tomber à terre pour effectuer sa ponte.

Entre le moment où la copulation est terminée, et le moment où la ponte commence, il s'écoule trois ou quatre jours. Pour pondre, la femelle recherche un endroit sombre et humide, où elle déposera ses œufs.

Chabrier [1806] croyait que les œufs sortaient par la bouche ; Muller [1816], qui observa exactement la ponte, vit alors que les œufs sortaient, non de la bouche, mais de l'ouverture génitale : la partie terminale de l'oviducte se dévagine sous forme d'une petite bourse conique et tubuleuse par où sont expulsés les œufs. Cet organe est un ovipositor, comme on en observe chez la plupart des *Arachnides*. Les justes observations de Muller passèrent inaperçues, et jusqu'en 1848 ce fut l'opinion de Chabrier qui fut admise.

Géné [1848] vit alors un phénomène qu'il ne put expliquer et qui lui causa la plus grande stupéfaction : « Cosa insolita, lo ripeto, cosa nuova, nel regno animale. » Il vit sortir entre la base du rostre et l'écusson, sur la face dorsale de l'animal, une

sorte de vessie bilobée, se portant au dehors, devenant turgide, se développant comme un tentacule, et passant par-dessus le rostre pour aller prendre les œufs à mesure qu'ils étaient pondus par l'ovipositor.

Ni De Geer, ni Chabrier, ni Muller, ni Dugès n'avaient observé cette vésicule. Géné suppose, mais sans preuve, que cette vessie bilobée donne la vie, le « stimulo della vita » à l'œuf déjà revêtu de son chorion et de la matière gluante qui l'enveloppe. Ce n'est pas la fécondation, ce serait quelque chose de plus !

Pagenstecher [1862*(a)*], dans une courte note, après avoir pris connaissance du mémoire de Géné, reconnaît qu'il n'a jamais vu cet organe. Bertkau [1881] observe à nouveau cette vésicule, mais il la considère comme une simple glande à sécrétion.

La vessie bilobée de Géné n'est autre que la glande céphalique qui, comme nous l'avons vu, se développe et devient turgide au moment de la ponte ; elle sécrète alors un liquide visqueux qui agglutine les œufs, et les protège contre la dessiccation.

Le nombre des œufs pondus par une femelle de grosseur moyenne est extrêmement considérable. Lignières donne le chiffre de 6000 œufs, Megnin [1904] en a compté 12.000, pondus par une femelle de *Hyalomma ægyptium* mesurant 25 millimètres sur 13 millimètres ; avec la même espèce, j'ai obtenu d'une femelle mesurant 20 millimètres de long, 10.000 œufs, et d'une autre femelle de 18 millimètres, 8.500 œufs. Lahille [1905] donne des chiffres beaucoup plus faibles, il est vrai avec des *Boophilus* de 11 millimètres de long ; il trouve un maximum de 4000 et une moyenne, sur quatre individus de 9 millimètres, de 892 œufs seulement. Ces chiffres me paraissent très faibles.

La ponte dure de cinq à dix jours ; il n'y a aucune règle fixe. Les œufs, une fois pondus, s'arrondissent et se gonflent rapidement, si bien que la ponte représente un volume considérable. Les œufs, chassés sous le corps de l'animal, débordent sur les

côtés et en avant de la tête qu'ils recouvrent partiellement; en même temps la femelle se retire en arrière pour se dégager. Progessivement elle se ratatine et s'aplatit beaucoup, par suite de la sortie des œufs et par suite de la digestion du sang encore contenu dans les cæcums. Elle meurt peu après la fin de la ponte et se trouve réduite à l'état d'un sac flasque, bourré de concrétions blanchâtres de guanine.

La durée de la vie embryonnaire est extrêmement variable; Megnin indique une cinquantaine de jours, Lahille [1905] donne comme chiffres extrêmes de 20 jours à 129 jours, suivant la saison ; les œufs pondus en automne peuvent donc hiverner et n'éclore qu'au printemps suivant.

Des femelles de *Hyalomma* que j'avais en captivité au laboratoire ont pondu entre le 28 et le 30 juin, et les éclosions ont eu lieu du 3 au 5 août, soit une moyenne de 36 jours.

Les larves se transforment en adultes en 20 à 25 jours d'après Lahille et en 40 à 50 jours d'après Motas [1903], en passant sur un ou deux hôtes différents. Les femelles se fixent généralement sur de gros Mammifères où elles se gorgent de sang. Les mâles sont plutôt de faux parasites, ils ne paraissent pas absorber beaucoup de nourriture, durant leur vie à l'état adulte. Des *Hyalomma* que j'ai recueillis sur des Tortues ou des *Dermacentor* pris sur des Chiens n'avaient dans leurs cæcums digestifs que très peu de matières séreuses ou sébacées, mais pas de sang.

Dans deux notes différentes Megnin [1876*(d)* et 1903] avait déjà indiqué que les mâles ne prenaient aucune nourriture; mais il avait tort de croire que les larves et les nymphes n'absorbaient point de sang, et que seules les femelles adultes se nourrissaient.

Résumé. — L'accouplement se fait de la façon suivante : le mâle s'applique ventre à ventre contre la femelle, de façon que leurs ouvertures génitales se trouvent en regard l'une de l'autre. Le mâle écarte le vagin de la femelle au moyen

d'une pièce chitineuse (faux penis) qui sert d'appareil de copulation.

La ponte a lieu deux ou trois jours après l'accouplement. Les œufs, au nombre de plusieurs milliers, sont déposés au dehors au moyen d'un dévaginement de l'oviducte qui joue le role d'ovipositor; une glande spéciale (glande céphalique) se développe à ce moment, et recouvre les œufs d'une sécrétion protectrice contre la dessiccation.

Le développement de l'œuf se fait en une quarantaine de jours en moyenne; le développement post-embryonnaire est à peu près de même durée.

ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT

CHAPITRE XIV

DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

Le développement embryonnaire des Ixodes a été très bien étudié par Wagner [1894] ; cet auteur est du reste le seul qui se soit occupé de cette question chez les Ixodes.

Quant au développement des autres Acariens, les observations des naturalistes sont encore très incomplètes ; toutefois, en se basant sur leurs observations, on peut conclure que la segmentation de l'œuf se fait suivant trois types différents :

1° Segmentation totale. — *Tyroglyphus domesticus* et *T. viviparus* (Salensky), *Petrolichus falciger* et *P. debilatus* (Robin et Megnin), *Sarcoptes cati* (Leydig), *Chelytus eruditus* (Kramer).

2° Segmentation endogène avec division du vitellus en sphères. — *Ixodes calcaratus* (Wagner), *Sarcoptes hominis* (Bourguignon et Fursenberg), *Hydrachna cruentata* (Salensky).

3° Segmentation superficielle. — *Tetranichus telarius* (Claparède), *Trombidium fuliginosum* (Henking).

Ces données ne sont pas suffisantes pour que l'on puisse en tirer des considérations générales sur le développement des Acariens ; le mode de segmentation tient en grande partie à la

quantité de vitellus contenu dans l'œuf ; aussi est-il très curieux de voir deux espèces voisines, *Sarcoptes cati* et *S. hominis*, présenter deux modes de segmentation aussi différents.

Parmi tous ces travaux sur l'embryologie des Acariens, celui de Wagner sur le développement d'*Ixodes carcaratus* (Bir) est de beaucoup le plus important.

J'ai repris le travail de Wagner, en étudiant le développement de l'œuf de *Hyalomma ægyptium*. J'ai pu vérifier les observations de cet auteur et mes recherches ont confirmé entièrement ses conclusions.

Pour éviter des répétitions inutiles, en analysant d'abord le travail de Wagner, puis en exposant mes propres observations, j'indiquerai au fur et à mesure les points nouveaux que j'ai pu constater, ainsi que les observations qui reviennent à Wagner.

L'œuf de *Hyalomma* comme celui d'*Ixodes* est ovale allongé ; il mesure 645 μ sur 425 μ au moment où il est pondu; il est donc un peu plus gros que celui de l'*Ixodes* qui n'atteint, d'après Wagner, que 580 μ de long sur 410 μ de large.

A sa maturité, l'œuf est composé d'une masse protoplasmique contenant un vitellus très abondant divisé en petites sphères; ces sphères ont une forme légèrement polyédrique par suite de la compression qu'elles exercent les unes sur les autres. L'œuf est enveloppé d'un chorion chitineux mince (12 μ environ), résistant, anhyste, et dépourvu de toute ornementation extérieure. Cet œuf très riche en vitellus rappelle beaucoup celui de la plupart des Arachnides et des Insectes.

J'ai constaté que l'œuf, au moment de la ponte, est déjà en voie de segmation ; le blastoderme n'a pas encore fait son apparition, mais on trouve au sein du vitellus plusieurs cellules endovitellines en voie de division karyokinétique (fig. 89). Wagner n'a pu déterminer exactement le nombre des anses chromatiques du noyau ; il croit toutefois que chaque groupe est formé de 5 à 6 filaments de chromatine ; c'est également le nombre que j'ai pu observer.

Peu à peu ces cellules vitellines émigrent à la périphérie de

l'œuf et forment le blastoderme. Wagner a reconnu : 1° que les premières cellules ayant une nature vitelline apparaissaient dans le blastoderme au stade de 160 cellules environ; — 2° que dès le début de la segmentation un nombre strictement déterminé de 32 cellules blastodermiques, réparties à la surface de l'œuf, commencent toutes à la fois à se transformer en cellules vitellines. Donc les cellules blastodermiques se différencient de

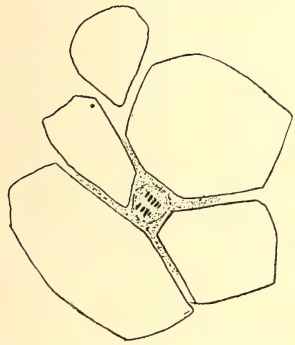


Fig. 89. — Cellule endovitelline en voie de division karyokinétique entourée de globules de vitellus *Hyalomma ægyptium* (gr. 800).

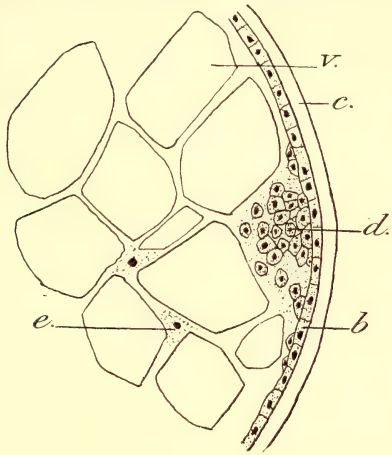


Fig. 90. — Formation des cellules endodermiques dans un œuf âgé de huit jours de *Hyalomma ægyptium*, *d* cellules endodermiques, *b* blastoderme, *e* cellules endovitellines émigrant à la périphérie, *c* chorion, *v* vitellus (gr. 235).

bonne heure en cellules à division rapide, qui se referment sur elles-mêmes à la surface de l'œuf, et en cellules à division lente pénétrant peu à peu dans le vitellus.

La différenciation des cellules endodermiques se fait à la face dorsale de l'œuf, vers le futur lobe caudal ; quelques cellules ressemblant aux cellules vitellines y apparaissent simultanée ment, et sont repoussées vers l'intérieur, en même temps que leur nombre croît progressivement (fig. 90) ; cette immigration est considérée par Wagner comme correspondant au stade gastrula. La partie de l'œuf où les cellules endodermiques ne sont pas recouvertes par les cellules ectodermiques, constitue le blastopore.

Après la formation de la première couche endodermique, la régularité dans la disposition des cellules ectodermiques disparaît, et celles-ci, au contact de l'endoderme, prolifèrent et donnent naissance à deux amas cellulaires situés latéralement, à droite et à gauche de l'endoderme. Ces cellules nouvellement formées se glissent entre l'ectoderme et l'endoderme, et constituent les bandes mésodermiques.

Au moment où l'embryon prend sa forme définitive, les cellules ectodermiques se réunissent à la surface de l'œuf, comme cela a lieu chez la plupart des *Arthropodes*, dont l'œuf est riche en vitellus.

La ligne germinative s'accroit par sa partie antérieure et se dirige vers le pôle supérieur, elle atteint ensuite la surface dorsale de l'œuf, et se rapproche du bout caudal qui dépasse un peu le pôle postérieur de l'œuf.

Après la formation des cellules mésodermiques, il apparaît au-dessous du chorion une fine enveloppe (cuticule blastodermique) qui est l'enveloppe propre de l'embryon.

Cette cuticule blastodermique se présente sous la forme d'une mince couche granuleuse et correspond au « *deutovum membran* » de Claparède, ce qui conduit Wagner à conclure qu'on ne peut considérer cette enveloppe comme l'homologue de la membrane provisoire, qui se forme pendant les métamorphoses chez certains Acariens d'eau douce dans les stades post-embryonnaires. Néanmoins, chez *Trombidinum*, Henking [1882] attribue à ces deux membranes la même signification et les appelle, l'une et l'autre, l'apoderme.

L'enveloppe de l'embryon est caractérisée, aussi bien chez les Ixodes que chez les autres Acariens, par des cellules libres vacuolarisées. Wagner étudie le rôle de ces cellules, et discute les travaux de Bourguignon, de Claparède et de Salensky sur ce même sujet et résume ainsi ses conclusions :

1° Ces cellules se forment de bonne heure pendant le développement embryonnaire ;

2° D'abord peu nombreuses, elles augmentent rapidement

par division, se nourrissent et croissent en dehors du corps de l'embryon;

3° Elles ne participent ni à la formation du corps de l'embryon, ni à la différenciation de la membrane propre;

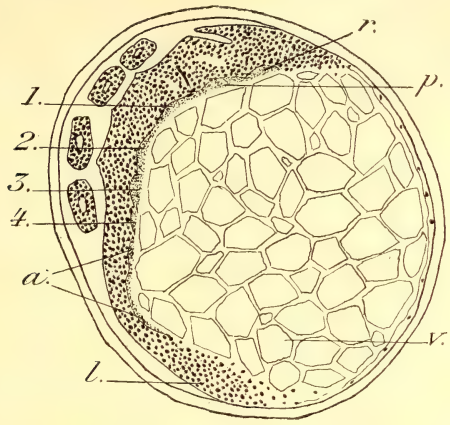


Fig. 91. — Coupe sagittale d'un œuf âgé de dix-sept jours de *Hyalomma ægyptium*, *v* vitellus, *r* ganglion des chélicères, *p* ganglion des palpes, *1* à *4* ganglions des quatre paires de pattes, *a* ganglions abdominaux, *l* lobe caudal (gr. 120).

4° Elles se meuvent comme des amibes;

5° Ces cellules améboïdes, sortant du corps de l'embryon, ne sont autre chose que des globules du sang ou leucocytes.

J'ai constaté que dans le déloppement ultérieur de l'embryon le lobe caudal, très long, commence à se résorber (fig. 91); il présente vers le milieu de sa région inférieure une sorte de mamelon conique qui rappelle la queue de l'embryon des Araignées. Au-dessous de ce mamelon, il se creuse un sillon longitudinal qui se transforme en une fossette, et qui donnera l'invagination de la vésicule excrétrice.

Peu à peu le lobe caudal se déplace vers la partie ventrale de l'œuf, et il devient impossible de tracer une limite entre l'ancien lobe et tout le reste de la ligne germinative.

Appendices. — En même temps que l'embryon se développe, les appendices apparaissent simultanément sous la forme

de six paires de saillies (fig. 92, et 94 à 101), qui, d'abord réparties sur toute la surface ventrale de l'œuf, se dirigent peu à peu vers le pôle céphalique.

L'existence de la quatrième paire de pattes chez l'embryon des *Ixodes* était un fait déjà bien connu ; des cas analogues sont fréquents, du reste, chez d'autres Acariens. Winckler [1888 *(a)*] avait décrit cette quatrième paire chez *Gamasus crassipes*,

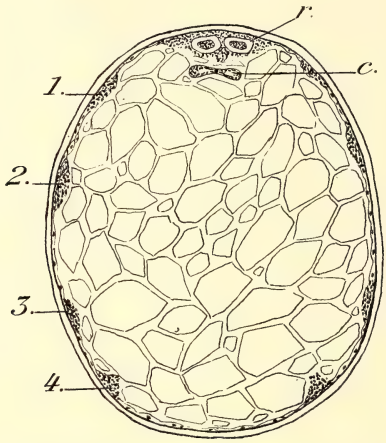


Fig. 92. — Coupe frontale d'un œuf âgé de vingt-deux jours de *Hyalomma ægyptium*, *1* à *4* ébauches des quatre paires de pattes, *r* chélicères, *c* cerveau (gr. 120).

Brady [1875] et d'autres auteurs chez divers *Halacharides* et *Hydrachnides*.

Le dépérissement de la quatrième paire de pattes ne se fait que tardivement, pendant la formation de la membrane larvaire définitive; l'ébauche de la patte se contracte, et ses cellules mésodermiques forment un amas compact, qui s'invagine sous l'ectoderme de l'embryon.

Les chélicères se différencient bien avant les autres appendices, elles sont déjà entourées de leur gaine chitineuse (fig. 92) alors que les pattes ne sont encore qu'à peine ébauchées. Les chélicères prennent une position post-buccale et s'enfoncent progressivement.

Centres nerveux. — J'ai constaté que l'apparition de l'ébauche nerveuse se manifestait avant celle des appendices.

Cette ébauche est constituée par un amas pair, symétrique par rapport à l'axe de l'embryon, et formé de cellules assez volumineuses (fig. 92). Wagner a montré que l'épaississement nerveux depuis la région cérébrale jusqu'à la région abdominale

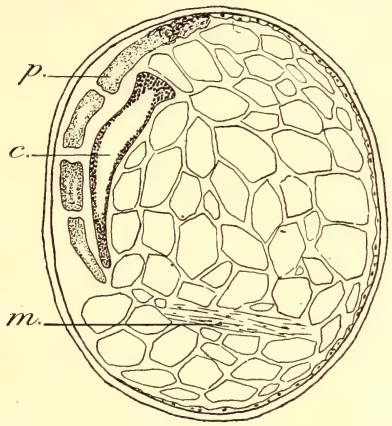


Fig. 93. — Coupe sagittale d'un œuf âgé de vingt-huit jours de *Hyalomma ægyptium*, *p* patte, *c* cerveau, *m* ébauche d'un muscle dorso-ventral (gr. 120).

formait une ébauche continue, qui à aucun moment n'était divisée en régions séparées les unes des autres.

Cet épaississement pair limite un canal central formé par des cellules basses. La substance ponctuée apparaît, simultanément dans les différents ganglions, comme une série de bourrelets, qui, en se rapprochant peu à peu, rétrécissent le canal nerveux.

Au moment de la formation de la substance ponctuée, l'ébauche du système nerveux n'est pas encore séparée de l'ectoderme. Dans la partie céphalique, apparaît une paire de foyers ganglionnaires ; dans la partie thoracique, six paires ; dans la partie abdominale, quatre paires, dont la dernière est représentée par une longue traînée continue qui subsiste assez longtemps avant de se condenser (fig. 93).

Je n'insiste pas davantage sur le développement ultérieur

du cerveau, car j'ai déjà parlé de la concentration des différents ganglions en une masse unique en traitant du système nerveux.

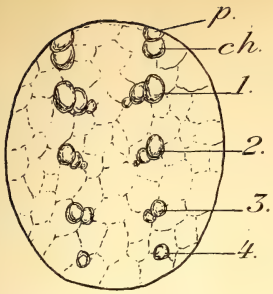
Endoderme. — La première ébauche endodermique reste longtemps stationnaire ; j'ai constaté en effet que le tube digestif n'évolue que très tardivement ; même au moment de l'éclosion de la larve, les cellules digestives n'ont pas encore englobé tout le vitellus.

A la face ventrale de l'embryon, de part et d'autre de l'ébauche endodermique, des cellules périphériques se détachent et forment deux bandes symétriques qui se creusent d'une cavité pour constituer les tubes de Malpighi.

Cette formation des tubes de Malpighi est très facile à observer, même sur des œufs vivants. On voit en effet, dans la région moyenne de l'œuf, deux petites traînées noirâtres, qui sont formées par les concrétions de guanine contenues dans les tubes de Malpighi. Peu à peu ces deux ébauches s'allongent et prennent la forme d'un U (fig. 94 à 101). Les tubes se réunissent sur la ligne médiane et constituent la vésicule excrétrice qui se remplit rapidement de concrétions ; cette vésicule a donc une origine paire comme Wagner l'avait déjà remarqué. Les tubes de Malpighi forment deux anses postérieures, reviennent en avant vers le système nerveux, puis s'accroissent du côté dorsal.

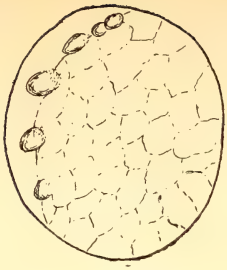
L'invagination buccale apparaît à peu près au même moment que la formation des tubes de Malpighi ; cette invagination s'infléchit ventralement. Les palpes se soudent par leur base pour envelopper les chélicères ; l'appareil suceur se constitue ainsi en même temps que les pièces buccales se chitinisent.

En arrière de cet appareil, les glandes salivaires se forment aux dépens de cellules ectodermiques, à la base des palpes. J'ai constaté, ainsi que Wagner, que ces cellules glandulaires acquièrent un volume considérable et renferment un gros noyau ; pendant qu'elles évoluent, elles se remplissent de liquide de sécrétion ; les cellules à venin ont la même origine et se développent en même temps.



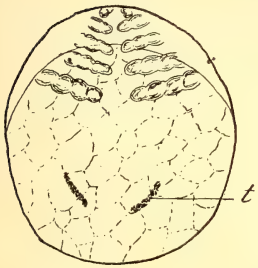
I.

Fig. 94.



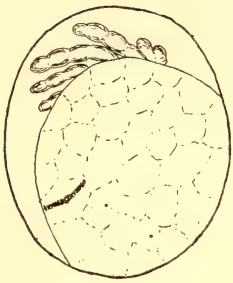
I.

Fig. 95.



II.

Fig. 96.

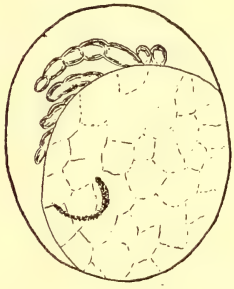


II

Fig. 97.

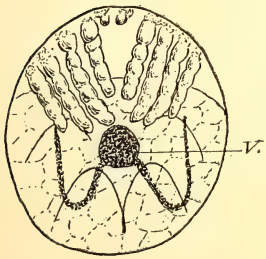
III.

Fig. 98.



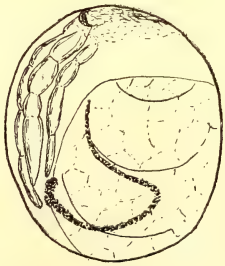
III.

Fig. 99.



IV.

Fig. 100.



IV.

Fig. 101.

Vues ventrales et latérales d'œufs de *Hyalomma ægyptium* à divers stades de développement, montrant la formation des appendices et des organes excréteurs bourrés de concrétions de guanine, *ch* chélicères, *p* palpes, *1* à *4* paires de pattes, *t* tubes de Malpighi, *v* vésicule excrétrice (gr. 75).

Les conduits excréteurs des glandes salivaires n'acquièrent que progressivement leur épaississement spiralé.

Mesoderme. — La disposition des cellules mesodermiques en groupes isolés, persiste jusqu'au moment de la résorption du lobe caudal ; en même temps, le nombre des somites abdominaux augmente. D'après Wagner le nombre maximum de ces segments serait de 8 à 9.

Mais peu à peu ces segments se confondent, et constituent

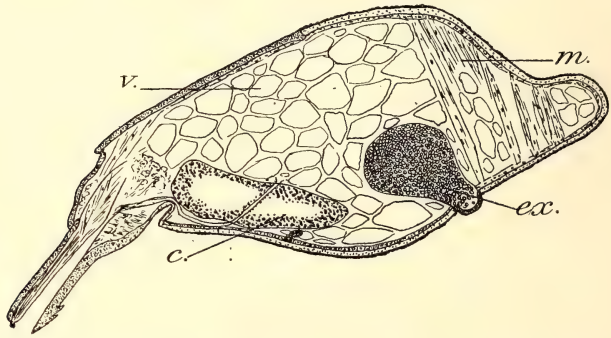


Fig. 102. — Coupe sagittale médiane d'une larve de *Hyalomma ægyptium* au moment de sa sortie de l'œuf (35 jours après la ponte), *m* muscles dorso-ventraux, *v* vitellus non encore résorbé, *ex* vésicule excrétrice, *c* cerveau (gr. 120).

des fibres musculaires qui délimitent les différentes régions des cæcums digestifs (fig. 93). Les premiers muscles dorso-ventraux, ainsi constitués, se disposent d'abord autour de la vésicule excrétrice et dans la partie postérieure du corps, suivant le plan de symétrie de l'animal (fig. 102).

J'ai remarqué que les fibres musculaires dorso-ventrales de la région antérieure du corps ne se forment que plus tard, lorsque la larve est sortie de l'œuf.

Au sujet de cette musculature je ne puis me ranger à l'avis de Wagner ; cet auteur n'a pas reconnu de stries transversales dans ces muscles larvaires ; tout au contraire, j'ai constaté que ces fibres musculaires étaient bien des fibres striées ; il est vrai

que cette striation est très peu apparente et assez difficile à voir.

Les muscles des appendices sont très nettement striés, et leur formation, comme leur accroissement, ne présente aucune particularité.

Les cellules améboïdes de la cavité générale apparaissent assez tardivement, elles occupent les faces ventrales et latérales du corps, elles seraient réparties d'une façon assez régulière dans chaque segment, suivant l'opinion de Wagner.

Sur certaines coupes, Wagner aurait trouvé un groupe de cellules améboïdes qui se transformeraient en un corps creux et qui constitueraient ainsi une sorte de cœur. Nous avons vu que chez l'adulte on retrouve vers la face dorsale une cavité noyée dans le plasma sanguin, et qu'on peut la considérer, à la rigueur, comme un cœur très primitif et très rudimentaire.

Enfin il n'existe pas de cellules graisseuses. Les trachées ne sont pas encore formées.

C'est à ce moment du développement que se fait l'éclosion de l'œuf. Des coupes pratiquées dans des larves récemment écloses montrent que le vitellus est encore loin d'être totalement résorbé (fig. 102).

En suivant de près le développement, j'ai observé que les cellules mesodermiques continuent à donner naissance à des cloisons, qui s'introduisent dans l'intérieur du vitellus et le divisent en une série de compartiments ; ces cloisons délimiteront les principaux cæcums digestifs.

Le tube digestif ne comprend encore que le pharynx et l'œsophage ; au sortir du cerveau, on trouve seulement quelques cellules de nature spumeuse, qui peu à peu se développent, s'étendent le long des parois du corps et le long des muscles dorso-ventraux et graduellement englobent toute la masse vitelline.

Pendant ce développement, Wagner a signalé une excroissance cellulaire, postérieure, de la partie centrale du tube digestif, venant s'appuyer contre la vésicule excrétrice. Il croit que

c'est par l'intermédiaire de ces cellules que se fera la réunion entre le tube digestif et la vésicule excrétrice, mais il n'a jamais observé de communication même chez les larves les plus âgées qu'il ait étudiées.

J'ai montré ce qu'était cette formation, il n'y a donc pas lieu d'y revenir; il suffit simplement de rappeler que l'on est ici en présence d'une communication qui, n'étant pas fonctionnelle, a fini par s'atrophier et s'obstruer.

Les glandes sexuelles n'évoluent que plus tard. Il est très difficile de les observer, comme l'avait déjà remarqué Wagner, par suite de leur englobement dans le mesoderme et dans l'endoderme qui les entoure.

Lorsque le vitellus est partiellement résorbé, on trouve, de chaque côté de la vésicule excrétrice, appliqués contre les muscles dorso-ventraux, deux petits groupes de cellules mesodermiques qui donneront naissance aux glandes sexuelles.

Les cellules sexuelles, comme Wagner et moi l'avons constaté, se développent d'avant en arrière, se disposent en forme de fer à cheval au-dessus de la vésicule excrétrice et se réunissent postérieurement.

La membrane mésodermique enveloppe la glande sexuelle ainsi que les spermiductes ou les oviductes, qui prennent naissance vers l'extrémité antérieure de la glande.

Vers la base du système nerveux, il se forme deux invaginations ectodermiques qui se soudent par leur partie inférieure; ensuite elles s'accroissent pour aller rejoindre les canaux excréteurs des produits sexuels, qui, comme nous le savons, sont d'origine mésodermique. Cette ouverture génitale primitive ne se met pas en communication avec l'extérieur chez les formes larvaires et nymphales.

Résumé. — La segmentation de l'œuf des *Ixodidés* est du type centrolecithe, caractérisé par un grand développement du vitellus nutritif, comme le montrent les recherches de Wagner chez *Ixodes* et les miennes chez *Hyalomma*.

La segmentation est superficielle ; les cellules formées dans la masse vitelline gagnent progressivement la périphérie de l'œuf pour constituer le blastoderme.

Le dernier terme de la segmentation aboutit, comme chez la plupart des *Insectes*, des *Décapodes*, des *Arachnides* et des *Myriapodes*, à une blastula pleine, dont la cavité est occupée par le vitellus nutritif.

Pendant le développement ultérieur, la région caudale de l'embryon se résorbe, les appendices céphaliques et thoraciques, qui occupaient toute la longueur de l'œuf, se condensent vers le pôle antérieur. C'est pour ces raisons que Wagner émet cette hypothèse que la partie moyenne de l'abdomen s'est invaginée dans la cavité thoracique, en devenant relativement très petite. Cet auteur [1895], pour des raisons phylogénétiques, cherche à réduire la région abdominale chez les *Acariens;* cette opinion est d'autre part fortement combattue par Sig Thor [1903].

La quatrième paire de pattes, déjà évoluée dans l'œuf, se résorbe graduellement, en même temps que le cerveau se condense.

Les organes excréteurs prennent naissance sous forme de deux ébauches endodermiques, ce qui les distingue très nettement, au point de vue de leur origine, des tubes de Malpighi des Insectes, lesquels proviennent d'invaginations ectodermiques.

Les cellules mesodermiques donnent naissance d'abord aux muscles, puis très tardivement aux organes génitaux. Enfin, l'endoderme reste à l'état d'ébauche jusqu'au moment de l'éclosion de la larve ; les cellules digestives se développent alors assez rapidement le long des parois du corps et des muscles dorso-ventraux, en déterminant une série de cæcums dans lesquels se fait la résorption du vitellus.

CHAPITRE XV

DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE

On sait qu'au sortir de l'œuf, les *Ixodes*, comme les *Argas*, sont à l'état de larve à six pattes, ne présentant ni ouverture génitale, ni trachées.

La larve passera ensuite à l'état de nymphe à huit pattes, stade dans lequel elle acquerra des trachées, puis enfin à l'état adulte où l'ouverture génitale externe apparaîtra.

Le processus de ces transformations successives et de ces métamorphoses n'est connu qu'au point de vue des transformations externes, mais on ne sait encore rien au sujet des modifications internes qui accompagnent chacun de ces états larvaires et nymphaux.

Les auteurs qui se sont occupés de l'embryologie comparée des *Acariens*, dans leurs stades post-embryonnaires, n'ont considéré que les modifications externes, qui se produisaient au cours de ce développement. Tout ce que l'on sait, c'est qu'à chacun des stades post-embryonnaires correspond une ou plusieurs formes, tantôt caractérisées simplement par des mues, tantôt par des stades d'enkystement, appelés stades hypopiaux.

Je tâcherai de comparer entre elles, à la fin de ce chapitre, les formes larvaires et nymphales que l'on rencontre chez les divers groupes d'Acariens.

Chez les *Ixodidæ* en particulier, souvent la larve et la nymphe d'une même espèce ont été décrites sous des noms spéciaux, différents de celui de l'adulte. Ainsi Canestrini [1890], en étudiant plusieurs formes, arrive à cette conclusion que

quelques espèces d'*Ixodidæ*, telle que *Phaulixodes rufus (Ix. rufus* Koch), n'est autre que la nymphe de *Rhipicephalus sanguineus ;* que *Ph. plumbeus* n'est aussi qu'une nymphe d'une autre forme adulte ; ainsi le genre *Phaulixodes*, ne répondant qu'à des animaux non encore développés, doit être supprimé.

Pour étudier plus facilement le développement, j'ai essayé d'élever des larves ou des nymphes au laboratoire; mais, malgré plusieurs tentatives, je n'ai pu suivre sur le vivant les modifications qui se produisaient. Il est en effet très difficile, comme l'avait déjà remarqué Megnin, de conserver ces animaux en captivité, à cause des stades de vie libre que mènent ces parasites, et à cause des changements d'hôtes nécessaires à leur complète évolution.

Pour examiner les larves et les nymphes que j'avais trouvées en assez grande abondance sur des Hérissons, j'étais obligé d'endormir ces derniers au chloroforme ou à l'éther pour les dérouler ; après deux ou trois opérations de ce genre, la plupart des Ixodes étaient morts, ou s'étaient détachés. J'ai donc dû me contenter des matériaux recueillis sur différents petits Mammifères (Hérissons, Ecureuils, Fouines, etc.) pour les *Ixodes* ou d'échantillons qui m'ont été expédiés vivants pour les *Argas*.

Ces larves et ces nymphes présentent soit une teinte blanc laiteux, soit une teinte brune ; cette différence de couleur n'est pas due à la chitine, mais à la réplétion plus ou moins considérable du tube digestif, ainsi qu'à l'état de développement des cellules tapissant les cæcums, comme je l'ai déjà indiqué dans une note préliminaire [1903]. Je suis arrivé à cette conclusion que chacun des états larvaires et nymphaux comprenait deux stades :

1° Larve brune
2° — blanche.
3° Nymphe brune.
4° — blanche.

La même année, Motas [1903] obtenait, en faisant des recherches sur la piroplasmose ovine, un développement complet d'Ixodes depuis l'œuf jusqu'à l'adulte ; cet auteur remarque également que les larves et les nymphes revêtent une teinte brune, puis passent progressivement à la teinte blanche.

En étudiant le développement post-embryonnaire soit chez les *Ixodes*, soit chez les *Argas*, j'ai constaté qu'il fallait distinguer deux ordres de phénomènes différents :

1° Ceux qui se rapportent à la formation d'organes nouveaux, et à l'évolution générale de l'animal ;

2° Ceux qui ont trait aux organes digestifs et excréteurs (organes déjà entièrement formés chez la larve à la fin de la résorption du vitellus) et qui sont corrélatifs des stades de parasitisme ou d'absorption du sang, et des stades de vie libre ou de digestion, où se trouvent les larves et les nymphes.

Pour le premier ordre de ces phénomènes, j'étudierai successivement ce qui se passe chez la larve, puis chez la nymphe ; mais pour le second, comme les phénomènes sont identiques dans les deux stades post-embryonnaires, je décrirai simultanément les modifications internes qui ont lieu chez ces formes larvaires et nymphales ; de cette façon j'éviterai une répétition inutile.

Développement larvaire. — Comme on le sait, la larve, au sortir de l'œuf, ne possède que trois paires de pattes ; mais on peut reconnaître, à l'endroit qu'occupera plus tard la quatrième paire, un amas cellulaire confus (fig. 103) qui représente le reste de cette quatrième paire développée chez l'embryon.

Avant la sortie de l'œuf, cette patte a rétrogradé de telle sorte qu'il n'en reste aucune trace extérieure chez la larve.

Le système respiratoire n'est pas encore différencié, et les échanges gazeux se font uniquement par la peau, comme chez tous les *Astigmates*.

L'hypoderme larvaire est formé par des cellules très basses, et les glandes tégumentaires ne sont pas encore développées.

Nous avons vu que, dès la sortie de l'œuf, le cerveau était déjà constitué dans toutes ses parties, et que la condensation du système nerveux était terminée. Le cerveau de la larve est relativement très volumineux par rapport à l'ensemble des autres organes (fig. 102), il ne subira plus de modifications impor-

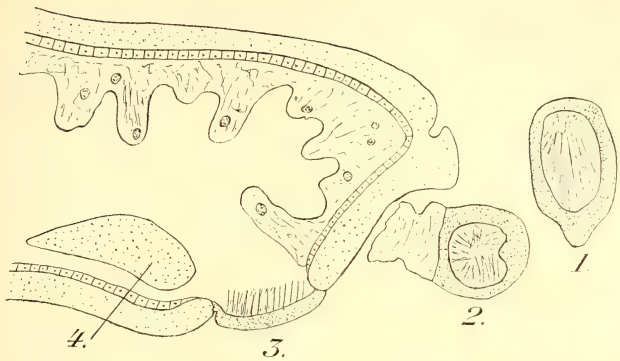


Fig. 103. — Coupe sagittale latérale demi-schématique d'une larve d'*Ixodes hexagonus*, montrant la quatrième paire de pattes, *4* réduite à un amas cellulaire, *1* à *3* les trois premières paires de pattes (gr. 235).

tantes, et ne fera que s'accroître légèrement en épaisseur durant les stades ultérieurs.

La musculature subit d'assez importants changements ; pendant la résorption du vitellus certains muscles dorso-ventraux, surtout dans la région postérieure du corps, sont déjà formés. Au fur et à mesure du développement, cette musculature acquiert une importance de plus en plus grande. Chez la larve gorgée de sang, les muscles dorso-ventraux sont à l'état de faisceaux isolés assez espacés les uns des autres ; au cours du développement, en même temps que la larve blanchit, le nombre des faisceaux musculaires s'accroît considérablement, de façon à former des alignements antéro-postérieurs continus.

La musculature des pattes et des pièces buccales, déjà complètement formée au moment de l'éclosion, ne subira aucune modification importante. On constate simplement une légère augmentation dans le nombre et dans le volume de ces

muscles, augmentation en rapport avec l'accroissement, assez faible du reste, de ces appendices.

Les organes génitaux sont à peine ébauchés chez la larve ; la glande génitale n'est formée que par un petit nombre de cellules situées vers le milieu du corps, le long des muscles dorso-ventraux. Les conduits excréteurs des produits sexuels sont représentés par un tube court incurvé en S, provenant de la prolifération des cellules hypodermiques situées immédiatement en arrière du cerveau. Les relations de ces conduits excréteurs ne sont encore établies, ni avec la glande elle-même, ni avec l'extérieur.

Pendant la vie larvaire, après la résorption du vitellus, l'animal se nourrit de sang puisé à un hôte approprié, qui est généralement un petit Mammifère (stade de la larve brune), puis résorbe le sang ingéré (stade de la larve blanche), en même temps qu'il élimine les produits de déchets.

Lorsque cette digestion est terminée, l'animal subit une mue d'où sort la nymphe ; celle-ci se met aussitôt à la recherche d'un hôte nouveau, se gorge de sang (stade de la nymphe brune), puis passe par les mêmes états que la larve : digestion du sang (nymphe blanche), et mue d'où sortira l'adulte sexué.

Développement nymphal. — Pendant la mue qui sépare l'état larvaire de l'état nymphal, la quatrième paire de pattes s'est reconstituée ; en même temps les trachées apparaissent avec leurs stigmates, sous forme d'invaginations ectodermiques. Les trachées chez la nymphe sont en nombre beaucoup plus restreint que chez l'adulte, et les péritrèmes sont sensiblement plus petits.

L'hypoderme de la nymphe, quoique formé de cellules plus hautes que celles de la larve, n'atteint pas encore toute l'ampleur qu'il présente chez l'adulte. Les glandes tégumentaires commencent à se différencier, ainsi que la glande céphalique qui fait son apparition sous forme d'une petite invagination

dans la région chitineuse molle, comprise entre le rostre et l'écusson.

Les glandes salivaires continuant leur évolution ont acquis un développement plus grand que chez la larve.

Le système nerveux ne subit aucune modification.

La musculature dorso-ventrale se développe de plus en plus. Si on examine une nymphe gorgée de sang, on constate que la musculature dorso-ventrale est réduite à quelques faisceaux musculaires isolés (pl. I, fig. 3). Ces faisceaux musculaires correspondent à ceux de la larve, mais ils se trouvent séparés les uns des autres, par suite de l'augmentation de volume et de l'accroissement considérable que l'animal a acquis depuis la mue précédente.

Pendant la digestion, le nombre des faisceaux musculaires s'accroît progressivement, et de nouveaux muscles s'intercalent entre les précédents; ils reconstituent ainsi les alignements primitifs continus qui, par suite de la croissance très rapide de l'animal, s'étaient interrompus *(Cf.* pl. IV, fig. 21 et 22).

Entre la nymphe et l'adulte jeune, la différence de taille est assez faible; aussi, chez ces derniers, les faisceaux musculaires ne se sont-ils pas séparés les uns des autres sous forme de piliers musculaires isolés. En même temps que la femelle grossit et atteint sa taille maximum, la musculature s'accroît progressivement.

Chez les *Argas* les phénomènes sont identiques ; mais les muscles, au lieu de se disposer suivant des directions parallèles, se répartissent uniformément sur toute la surface des téguments. Les gros piliers musculaires de l'adulte correspondent à ceux de la larve ou de la nymphe, tandis que les petits faisceaux intercalés entre les précédents sont ceux de nouvelle formation.

Les organes génitaux acquièrent leur complet développement durant la vie nymphale. La glande génitale prend la forme d'un fer à cheval. Au fur et à mesure du développement, elle s'accroît vers la région antérieure sous forme de deux

prolongements latéraux, qui s'étendent jusqu'à la hauteur de la future ouverture génitale (pl. IV, fig. 21 et 22). En même temps les conduits génitaux s'allongent, et se contournent sur eux-mêmes, mais sans se mettre en rapport ni avec la base de la glande, ni avec l'extérieur (pl. I, fig. 4). Ce n'est qu'après la dernière mue nymphale, d'où sortira l'adulte, que l'ouverture génitale se formera, et que la glande sera mise ainsi en communication avec l'extérieur.

A l'état adulte, les produits de la glande sexuelle sont presque tous arrivés à maturité, et on ne trouve dans les régions des deux cornes antérieures de la glande que très peu d'ovules non évolués.

Presque toutes les nymphes que j'ai examinées étaient des femelles ; le développement est identique dans les deux sexes. Wagner [1894] signale deux formes dans la glande génitale des larves. Cette glande montre, soit une forme en fer à cheval (Hufeisenform), soit une forme de cœur (Herzförmige). Wagner pense, mais sans l'affirmer, que les premières larves sont des femelles et les autres des mâles, ce n'est qu'une simple supposition ; les cellules qu'il représente, chez l'une et l'autre forme, ont le même aspect, et semblent correspondre à des ovules en voie de formation. Motas [1903] a suivi le développement d'Ixodes depuis l'œuf ; ce développement se fait en quarante à cinquante jours à partir de l'éclosion de la larve ; Motas a remarqué que les nymphes de mâles étaient un peu plus petites que les nymphes des femelles. Lahille [1905] ne trouve pas de différence sensible entre les larves ou les nymphes mâles ou femelles. Il distingue chez les mâles un stade néandre et un stade adulte. Au stade néandre, l'animal *(Boophilus microplus)* est blanc grisâtre, l'écusson est ovalaire et recouvre tout le corps, les plaques ventrales ne sont encore représentées que par leur cadre chitineux. A un stade plus avancé, la forme néandre prend une couleur brune et les caractères sexuels secondaires s'accentuent rapidement. La forme adulte serait un peu plus petite que la forme néandre. Pour la femelle, Lahille

distingue un stade néogyne, à écusson grand par rapport au corps ; par son aspect général, la forme néogyne ressemble beaucoup au mâle néandre ; mais elle s'en distingue par l'absence de plaques anales. Au stade suivant, parthénogyne, l'animal s'allonge et devient elliptique ; mais les festons postérieurs du corps sont encore visibles. Enfin la femelle, que Lahille nomme téléogyne, correspond à la femelle gorgée de sang et fécondée.

L'évolution des cellules ovariennes en ovules ne s'accomplit que chez l'animal adulte, il en est de même pour les éléments mâles. L'ovogénèse et la spermatogénèse ayant déjà été traitées, je n'en reparlerai pas ici, et je renvoie pour la description des cellules sexuelles au chapitre des organes génitaux.

Evolution du tube digestif et des organes excréteurs. — L'évolution du tube digestif et des organes excréteurs montrant une répétition de phénomènes absolument semblables chez la larve et chez la nymphe, je traiterai simultanément les phénomènes dont ces organes sont le siège, durant les deux états post-embryonnaires.

Nous avons vu que la larve et la nymphe passent successivement par un état de pléthore, pendant lequel le tube digestif gorgé de sang communique à l'animal sa teinte brune, puis par un état de vacuité, lorsque le sang contenu dans les cæcums digestifs s'est résorbé. Ceux-ci sont alors envahis par les cellules digestives de nature spumeuse, qui donnent à l'animal sa couleur blanche.

Si on étudie l'animal au moment où il vient de se gorger de sang, on constate qu'à l'exception du pharynx entièrement constitué et de la région œsophagienne déjà formée jusqu'à son débouché dans le sac stomacal, toute la région moyenne et postérieure du tube digestif (estomac et cæcums) n'est représentée que par un plasmode cellulaire bas. Les cellules de ce plasmode sont largement arrondies, accolées à l'hypoderme et aux muscles dorso-ventraux (pl. II, fig. 12). Les cellules

digestives ne pénètrent que très peu dans l'intérieur du corps; toute la masse centrale de l'animal est remplie par le sang absorbé; les cæcums sont à peine constitués et ne sont qu'en très petit nombre (pl. IV, fig. 20).

Peu à peu la matière nutritive se résorbe sous l'action des cellules digestives, qui pénètrent de plus en plus dans l'intérieur du corps. Le long des muscles dorso-ventraux et le long de l'hypoderme, le plasmode digestif envoie des prolongements qui se ramifient et qui vont à la rencontre les uns des autres (pl. IV, fig. 21). Ces prolongements se réunissent entre eux et déterminent ainsi les parois des divers cæcums.

Lorsque la digestion est presque terminée, le plasmode digestif a pris une importance considérable, et les cæcums deviennent de plus en plus nombreux *(Cf.* pl. IV, fig. 21 et 22). Les cellules digestives, en s'accroissant graduellement, envahissent l'intérieur du tube digestif et finalement viennent s'affronter par leur bord libre; ainsi la lumière des cæcums devient virtuelle. L'aspect blanchâtre et spumeux du plasmode digestif communique à la larve comme à la nymphe sa teinte blanche.

En même temps que les cellules les plus avancées pénètrent dans la masse sanguine et remplissent leur fonction digestive, elles se pédicellent par leur base et se détachent du plasmode sous-jacent. Les cellules, devenues ainsi libres dans la lumière des cæcums, ont terminé leur rôle digestif; elles se vacuolarisent et se chargent de granulations noirâtres, tandis que leur noyau, ou les fragments de noyaux entraînés avec elles, se détruisent et disparaissent.

Les cellules, ainsi détachées de la paroi des cæcums, s'agglomèrent fréquemment en masses irrégulières, sans structure, qui séjournent un certain temps dans les poches digestives et peu à peu se résorbent. Ces débris de cellules ne peuvent en effet être évacués au dehors, comme l'avait indiqué Berlese [1896], étant donné que le tube digestif est un sac aveugle.

Le plasmode digestif régénère de nouveaux éléments pour remplacer les parties qui se détruisent continuellement. Ces

nouvelles formations plasmodiques se produisent tout le long des cæcums dans la partie profonde du plasmode, et principalement aux points où ceux-ci sont contigus, soit à l'hypoderme, soit aux muscles dorso-ventraux.

Ces jeunes cellules sont plus facilement colorables que les vieilles, car elles n'ont pas encore joué leur rôle digestif et leur protoplasma n'est pas épuisé. Ce nouveau plasmode est moins vacuolaire, et ses noyaux sont régulièrement arrondis ; les cellules plasmodiques s'insinuent peu à peu le long des parois du tube digestif pour remplacer les cellules épuisées et combler les vides formés par la chute de celles-ci[1].

Pendant que se fait la digestion du sang, les tubes de Malpighi, jusqu'alors vides de tous produits, se remplissent de granulations de guanine. De même, dans la vésicule excrétrice, l'accumulation des concrétions excrémentitielles distend cet organe, et arrive à lui faire occuper un volume considérable (pl. IV, fig. 22).

La chitine se charge aussi, comme à chaque mue, de très nombreuses sphérules cristallines constituées par des produits de déchet (*Cf.* pl. IV, fig. 21 et 22).

Au moment de la mue, la vésicule excrétrice se vide et la vieille cuticule est abandonnée; alors la nymphe ou l'adulte, recouvert d'une chitine homogène et nette de tous éléments étrangers, sort de sa dépouille larvaire ou nymphale.

Pendant que se fait le rejet de la vieille dépouille, il se produit une mue des cellules du tube digestif. Cette mue se fait, soit par fragments des cæcums, soit quelquefois, comme je l'ai observé, sur tout le tube digestif à la fois. Dans ce der-

[1] Au début de mes recherches [1903] une fausse apparence m'avait fait croire que ces cellules digestives provenaient de cellules hypodermiques, qui auraient émigré dans la cavité générale pour reconstituer les éléments détruits. Les nombreux replis des cæcums, les difficultés d'observation avec des tissus peu différenciés, ainsi que la difficulté d'obtention de bonnes coupes, dans des larves ou des nymphes bourrées de sang, et devenues cassantes par suite de la fixation, avaient été cause de cette erreur d'interprétation.

nier cas, on retrouve, flottant dans le tube digestif de la nymphe, le tube digestif de la larve (fig. 104), encore bien reconnaissable dans son ensemble malgré le commencement de résorption et de digestion qu'il a pu subir.

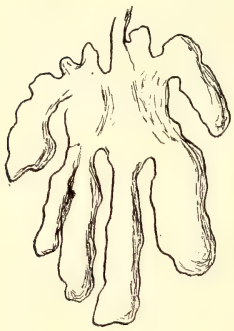


Fig. 104. — Mue du tube digestif d'une larve d'*Ixodes hexagonus* flottant dans les cæcums digestifs de la nymphe (gr. 120).

L'époque de cette mue correspond à un stade de vie libre, ou de non-ingestion d'aliments.

Donc la larve, après avoir digéré le sang qu'elle a absorbé, subit une mue qui a pour effet, en dehors des questions de croissance et d'évolution, de la débarrasser des produits de déchets. De cette mue sortira la nymphe; celle-ci absorbe alors une forte quantité de sang qui refoule les nouveaux cæcums digestifs contre les parois du corps. Le plasmode digestif régénère ses parties épuisées et détruites, et les phénomènes précédemment décrits se reproduisent chez la nymphe comme ils s'étaient produits chez la larve.

Les cellules digestives pénètrent dans la masse sanguine, y déterminent des cloisonnements correspondant aux cæcums; et en même temps que le sang est digéré, les tubes de Malpighi et la vésicule excrétrice se remplissent de sphérules de guanine.

Une nouvelle mue a lieu lorsque la masse nutritive a été résorbée; cette mue permet à l'animal de rejeter sa dépouille nymphale, d'où sort la femelle ou le mâle adulte.

Si nous comparons le développement des *Ixodes* à celui des autres *Acariens*, nous voyons des différences assez notables. Il est malheureusement difficile d'établir cette comparaison au point de vue des phénomènes histologiques qui ont lieu dans les différents organes, car les modifications internes que subissent les *Hydrachnides, Trombidides*, *Gamasides*, *Sarcoptides*,

Tyroglyphides, etc., au cours de leur développement post-embryonnaire, sont encore très peu étudiées. Nous ne connaissons, en effet, que les modifications externes que présentent les larves et les nymphes aux divers stades de leur évolution.

Nous avons vu que, chez les *Ixodes*, il n'y avait pas de véritables métamorphoses. Il ne se produit pas un renouvellement complet de l'individu au moment du passage de la larve à la nymphe, et de la nymphe à l'adulte.

D'après les théories de Giard [1898], Perez [1902] et Anglas [1902] nous arrivons à conclure qu'il ne faut pas parler, dans le cas de ces Acariens, de métamorphoses, mais simplement de transformations lentes des organes de l'animal.

Comme l'écrit Henneguy [1904] : « Il y a transformation lorsque la forme d'un animal ou d'un organe change graduellement, grâce à une multiplication des cellules et à leur différenciation, l'élimination des éléments anciens se faisant uniquement par le jeu des fonctions sécrétrices et excrétrices. Il y a métamorphose lorsque le changement de forme de l'animal résulte de la destruction d'un organe ou d'un ensemble d'organes par la mort, et la régression sur place des éléments qui le composent et l'utilisation des matériaux de dégénérescence ainsi produits pour la reconstitution d'organes nouveaux ou le développement ultérieur d'organes antérieurement existants. La transformation est un processus d'évolution continu ; la métamorphose, un processus d'évolution discontinu. »

C'est au premier cas qu'il faut rapporter le développement des *Ixodes*. Ce développement a en effet beaucoup d'analogie avec celui des *Insectes amétaboliques* et *paurométaboliques*. L'évolution des Ixodes se rapprocherait surtout de l'évolution de ces derniers, puisque, la larve, tout en ayant l'aspect de l'adulte, a comme eux, ses organes reproducteurs peu développés et présente un état tout à fait rudimentaire : une quatrième paire de pattes chez les *Ixodes*, des ailes chez les *Orthoptères* et *Hémiptères*.

Il n'en est pas de même chez les autres *Acariens*, où l'on

trouve, intercalés entre la forme larvaire et nymphale, ou entre la nymphe et l'adulte, des stades dit *hypopiaux* qui présentent une refonte plus ou moins grande de tout l'organisme.

Le nombre de ces formes hypopiales est assez variable. Kramer [1891] en signale une chez les *Trombidides* et les *Hydrachnides,* deux chez les *Sarcoptides*, les *Tyroglyphides* et les *Gamasides*, et trois chez les *Oribatides*.

A la larve hexapode ou à la nymphe octopode active, succède tantôt une forme parasite immobile, tantôt une deuxième forme nymphale libre, active, différant beaucoup de la nymphe normale. De ces deux formes hypopiales sortent des nymphes octopodes actives, ressemblant à l'adulte, mais non encore pourvues d'organes génitaux externes.

Megnin [1874 *(b)*] a reconnu, chez les *Tyroglyphides,* que la nymphe normale peut donner soit un hypope octopode, soit un individu sexué. A l'intérieur de l'hypope, on voit se former une nouvelle nymphe, mais celle-ci est généralement plus petite que la nymphe ayant donné naissance à l'hypope. Pour Megnin, cet hypope est « une nymphe cuirassée, hétéromorphe, chargée de la conservation et de la dissémination de l'espèce acarienne à laquelle elle appartient ».

Claparède [1868], chez les *Atax* et Megnin [1874 *(a* et *b)*-1876*(a)*], chez les *Sarcoptides Tyroglyphides* et *Gamasides* ont montré qu'à chacune des mues séparant les stades post-embryonnaires, tous les organes se détruisent, puis se reforment « sans le concours des anciens, et dans une complète indépendance ». D'après Claparède, opinion également admise par Megnin, l'animal retourne à l'état d'œuf. « Quand la larve hexapode ou la nymphe octopode d'un *Psoropte*, d'un *Tyroglyphe*, etc., va muer, elle devient inerte et comme morte ; puis on voit ses membres et son rostre se vider par une sorte de liquéfaction des muscles et autres parties molles qu'ils contiennent. Le produit de cette liquéfaction s'accumule dans le tronc, devient granuleux, s'entoure d'une véritable membrane blastodermique, et un véritable œuf est ainsi constitué dans le corps de

l'animal, qu'il remplit presque entier. Cet œuf secondaire présente ensuite identiquement les mêmes phases que l'œuf primitif qui a donné naissance à la larve. »

Ainsi, chaque œuf secondaire ou ternaire serait le résultat d'une liquéfaction, d'une fonte de tous les organes non coriaces de l'être primitif, « le liquide albumineux épais ainsi produit se concentre... en un globule oviforme qui se revêt d'une enveloppe propre, et qui devient le siège d'une nouvelle et véritable incubation ».

Toutes ces observations de Claparède et de Megnin n'ont été faites que par transparence, à travers la paroi du corps plus ou moins chitinisé ; depuis ces recherches, aucun travail important n'a été publié dans le but d'éclaircir quelles étaient les modifications internes qui se produisaient durant les stades hypopiaux.

Tout ce que l'on sait de certain, c'est que, dans des circonstances encore mal déterminées, la nymphe de la plupart des Acariens revêt une forme spéciale, qui est une nymphe hétéromorphe, octopode, cuirassée, différente de la nymphe ordinaire, ou subit un enkystement dans une sorte de coque, ressemblant à une ampoule, comme cela a lieu surtout chez les *Hydrachnides* entre l'état larvaire et nymphal.

Ces deux formes peuvent exister dans une même espèce comme l'a montré Trouessart [1904]. Chez les *Trichotarsus*, cet auteur leur a donné les noms très justes de *Hypope enkysté* et *Hypope migratile;* l'hypope enkysté serait une forme d'hibernation, et l'hypope migratile, une forme de dissémination, toutes deux servant à la conservation de l'espèce.

Résumé. — Dans le développement post-embryonnaire des Acariens, l'animal passe successivement par les stades de larve hexapode et de nymphe octopode ; mais le processus de l'évolution présente une grande variété suivant les groupes.

Les uns, tels que les *Ixodidés*, comme je l'ai montré, subissent simplement des mues successives, au cours desquelles le tube

digestif seul se détruit partiellement, et se régénère à chaque stade, tandis que les autres organes se constituent graduellement.

Les autres, tels que les *Hydrachnides*, les *Trombidides*, les *Gamasides*, les *Sarcoptides*, les *Tyroglyphides*, subiraient une véritable histolise de tous les organes, suivie d'une histogénèse complète; cette histolise serait même poussée à un degré remarquable, puisque, dans certaines formes du développement, dites hypopiales, l'animal retournerait à l'état d'œuf. Cet œuf secondaire subirait un nouveau développement embryonnaire, avec formation d'un blastoderme germinatif.

Ces faits ont besoin d'être vérifiés, et le développement post-embryonnaire de la plupart des Acariens demande à être revu avec détails. J'ai l'intention de reprendre ces recherches en utilisant les méthodes perfectionnées de la technique moderne.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1897. Acloque, Points de contact des Insectes avec les autres Arthropodes (*le Naturaliste*, n° 246).

1902. Anglas (J.), Les phénomènes des métamorphoses internes (*Coll. Scientia*, Carré et Naud, édit., Paris).

1832. Audouin (J.), Lettres pour servir de matériaux à l'histoire des Insectes (*Ann. Sci. nat.*, sér. 1, t. XXV).

1893. Auerbach (L.), Ueber merkwürdige Vorgänge am Sperma von *Dytiscus marginalis* (*S. B. Ak. Berlin*).

1888. Ballowitz (E.), Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen (*Arch. mikr. Anat.*, Bd. XXXII).

1891. — Weitere Beobachtungen über den feineren Bau der Säugthierspermatozoen (*Zeitsch. wiss. Zool.*, Bd. LII).

1902. — Ueber das regelmässige Vorkommen zweischwänziger Spermien in normalen Sperma der Säugethiere (*Anat. Anz.*, Bd. XX).

1906. — Ueber das regelmässige Vorkommen auffällig heteromorpher Spermien im reifen Sperma des Grasfroches *Rana muta* (*Zool. Anz.*, Bd. XXX).

1891. Batelli (A.), Note anatomo fisiologische sugli Ixodini. Communicazione preventiva (*Bull. Soc. ent. Ital.*, t. XXIII).

1898. Benseley, The structure of Mammalian gastric glands (*Quart. J. Micr. Sci.*, sér. 3, vol. XLI).

1882-89. Berlese (A)., Acari, Miriapoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta (*Padova*).

1896. — Ricerche sugli organi e sulla funzione della digestione negli Acari (*Riv. Patol. Veg.*, t. V).

1898. — Circa il meso intestino di alcuni Arachnidi (*Riv. Patol. Veg.*, t. VII).

1897-1901. — Gli Acari agrarii (*Riv. Patol. Veg.*, t. VI, VII, VIII).

1893. Bernard (H.-M.). Notes on some of the Digestive Process in Arachnids *(J. R. Micr. Soc.)*.

1896. — Sur la morphologie comparée des Galéodides *(Tr. Linn. Soc. London)*.

1881. Bertkau (Ph.), Aus den Lebensnamentlich Fortpflanzungsgeschichte unsere Zecke, *Ixodes ricinus (S. B. nieder Gesselschaft in Bonn* in *Verh. Ver. Rheinland*, Jh. XXXVIII).

1884. — Ueber den Bau und die Fonction des sog. Leber bei den Spinnen *(Arch. mikr. Anat.*, Bd. XXIII).

1869. Bessel, Note sur le développement des Acarides *(Bull. Ac. Belgique,* sér. 2, t. XXVII).

1895. Birula, Ixodidæ novi vel parum cogniti *(Bull. Ac. St. Petersb.*, sér. 5, t. II).

1902. Bonnamour, Recherches histologiques sur la sécrétion des capsules surrénales *(C. R. Ass. anatomistes*, Montpellier).

1903. Bonnet (A.), Sur le développement post-embryonnaire des Ixodes *(C. R. Ac. Sci.*, t. CXXXVII).

1906 *a)*. — Sur l'anatomie et l'histologie des Ixodes *(C. R. Ac. Sci.*, t. CXLII).

1906 *b)*. — Sur les organes génitaux mâles et la spermatogénèse chez les *Ixodidæ (C. R. Ass. Franç.*, Lyon).

1897. Bordas (L.), Etude de la glande à venin des Hyménoptères (Carré et Naud, édit., Paris).

1905. Bösenberg. Zur Spermatogenese bei den Arachnoiden *(Zool. Anz.*, Bd. XXVIII).

1903. Bouin, Sur l'existence d'une double spermatogénèse, et de deux sortes de spermatozoïdes chez *Scolopendra morsitans (Arch. Zool. exp.*, sér. 4, t. I).

1875. Brandy, A Review of the british marine Mites *(P. Zool. Soc. London*, vol. XX).

1892. Brandes, Ueber die *Argasinæ (C. B. Vereins Sach. u. Thür.)*.

1894. — Zur Anatomie von Ixodes *(Zeitschr. Naturw.*, Bd. LXVI).

1897. — *Argas reflexus* als gegentlicher Parasit des Menschen *(Centrbl. Bakter.*, ser. 1, Bd. XXII).

1838. Brantes, Observations sur les yeux des animaux articulés *(Ann. Sci. nat.,* sér. 2, t. IX).

1902 *a)*. Bromann, Ueber Bau und Entwicklung von physiologisch vorkommenden typischen Spermien *(Anat. Hefte,* Bd. XVIII).

1902 *b)*. Bromann Ueber atypische Spermien und ihre mögliche Bedeutung *(Anat. Anz.*, Bd. XXI).

1898. Brucker, Sur les pièces buccales des Acariens *(C. R. Ac. Sci.*, t. CXXVI).

1900. — Monographie du *Pediculoïdes ventricosus* et théorie des pièces buccales des Acariens *(Bull. Sci. France-Belgique*, t. XXXV).

1901 *a)*. — Pièces buccales des Ixodes *(Bull. Soc. ent. France*, t. LXX).

1901 *b)*. — La bouche des Ixodes *(Bull. Soc. ent. France*, t. LXX).

1906. Buy, Histoire naturelle et médicale des Ixodes *(Thèse médecine, Lyon)*.

1901. Cade, Etude de la constitution histologique normale et de quelques variations fonctionnelles et expérimentales des éléments sécréteurs de la glande gastrique du fond, chez les Mammifères *(Arch. anat. micr.*, t. IV).

1890 *a)*. Canestrini, Intorno alla metamorfosi degli Ixodini *(Bull. Soc. Veneto-Trent.*, t IV).

1890 *b)*. — Prospetto dell' Acarofauna Italiana *(Atti Ist. Veneto*, t. I).

1806. Chabrier, Bemerkung über die Fortpflanzungsweise der Gattung Ixodes *(Illigr's Magaz.*, Bd. VI).

1868. Claparède (E.), Studien an Acariden *(Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd XVIII).

1902. Conte (A.) et Vaney (C.), Sur les émissions nucléaires observées chez les Protozoaires *(C. R. Ac. Sci.*, t. CXXXV).

1903. — Sur la structure de la cellule trachéale d'Œstre et l'origine des formations ergatoplasmiques *(C. R. Ac. Sci.*, t. CXXXVI).

1878. Croneberg, Ueber den Bau von *Eylais (Nachr. des Ges. Freunde der Naturw. Moscou*, Bd. XXIX).

1879. — Ueber den Bau von *Trombidium (Bull. Soc. Moscou)*.

1885. Dahl (F.), Der Gehör und Geruchsorgan der Spinnen *(Arch. mikr. Anat.*, Bd XXIV).

1752-78. De Geer, Mémoire pour servir à l'histoire naturelle des Insectes *(Stockholm*, vol. I-VII).

1775. Donnadieu, Recherches pour servir à l'histoire des Tétranyches *(Lyon* et *Paris)*.

1877. — Essais d'une classification parallèle de l'ordre des Acariens *(J. Anat. Physiol.*, t. XIII).

1898. Duboscq, Recherches sur les *Chilopodes* (*Arch. Zool. exp.*, sér. 3, t. VI).

1834. Dugès (A.), Recherches sur l'ordre des Acariens (*Ann. Sci. nat.*, sér. 2, t. I et II).

1844. Dujardin (F.), Sur les Acariens et, en particulier, sur les organes de la manducation et de la respiration chez ces animaux (*C. R. Ac. Sci.*, t. XIX).

1845. — Premier mémoire sur les Acariens et, en particulier, sur l'appareil respiratoire (*Ann. Sci. nat.*, sér. 3, t. III).

1866. — Mémoire sur les yeux simples (*Ann. Sci. nat.*, sér. 5, t. VII).

1898. Francotte, Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les *Polyclades* (*Arch. Zool. exp.*, sér. 3, t. VI).

1883. Frenzel (J.), Ueber die Mitteldarmdrüsse der Decapoden (*Math. naturw. Mitth.*, Bd IX).

1885. — Ueber den Darmkanal der Crustaceen nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration (*Arch. mikr. Anat.*, Bd XXV).

1886. — Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration (*Arch. mikr. Anat.*, Bd XXVI).

1873-74-77. Fumouze, Sur l'*Argas persicus* (*Bull. Soc. ent. France*, sér. 5, t. III, IV et VII).

1899. Garnier, De quelques détails cytologiques des glandes salivaires du Rat (*Bibliog. anat.*, t. VII).

1892. Gaubert, Recherches sur les organes des sens et sur les systèmes tégumentaires, glandulaires et musculaires des Arachnides (*Ann. Sci. nat.*, sér. 7, t. XIII).

1848. Géné, Memoria per servire alla storia naturale degli Issodi (*Mem. Acc. Torino*, sér. 2, t. IX).

1886. Geruchten (Van), Etude sur la structure intime de la cellule musculaire striée (*la Cellule*, t. II).

1889. Giard (A.), Sur la signification des globules polaires (*C. R. Soc. Biol.*, t. XLI).

1898. — Transformations et métamorphoses (*C. R. Soc. Biol.*, t. L).

1887. Gilson, Etude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes (*la Cellule*, t. IX).

1889. Girod, Recherches anatomiques sur les Hydrachnides parasites de l'Unio et de l'Anodonte (*Bull. Soc. zool. France*, t. XIV).

1906. Godlewski (E.), Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoïdenfamilie (*Arch. Entwickmech.*, Bd XX).

1849. Gorup-Besanez, Guanin, ein wesentlicher Bestandtheil gewisser

Sekrete wirbelloser Thiere (*Ann. Chem. u. Pharm.*, Bd LXIX).

1880 Graber (V.), Ueber das unicorneale Auge (*Arch. mikr. Anat.*, Bd XXVII).

1879. Grenacher (H.), Untersuch über das Sehorgan der Arthropoden (*Gœttingen*, in-4°).

1881. Haller (B.), Vorläufige Bemerkungen über das Gehörorgan des Ixoden (*Zool. Anz.*, Bd IV).

1882. — Zur Kenntniss der Sinnesborsten der Hydrachniden (*Arch. Naturg.*, Jh. XLVIII [1]).

1858. Heller, Zur Anatomie von *Argas persicus* (*S. B. Ak. Wien.*, Bd XXX).

1882. Henking (H.), Beitrage zur Anatomie und Biologie von *Trombidium fuliginosum* (*Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd XXXVII).

1891. — Ueber Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwickelung bei *Pyrrhocoris apterus* (*Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd LI).

1904. Henneguy (L.-F.), Les Insectes (*Masson et Cie, édit., Paris*).

1804. Hermann, Mémoire aptérologique (*Strasbourg*).

1880. Huxley (Th.), The Crayfish (*London*).

1895. Janet (Ch.), Sur les muscles des Fourmis, des Guêpes et des Abeilles (*C. R. Ac. Sci.*, t. CXXI).

1872. Kersey, Notes on *Ixodes Dugesii* (*Quart. J. Micr. Sci.*, new sér., vol. XII).

1844. Koch (Ch.), Systematische Uebersicht die Ordnung der Zecken (*Arch. Naturg.*, Jh. X [1]).

1887. Koehler (R.), Recherches sur la structure des fibres musculaires chez les Edriophtalmes (*J. Anat. Physiol.*, t. XXIII).

1888. — Recherches sur la double forme des spermatozoïdes chez le *Murex brandaris* et le *Murex trunculus* (*Rec. Zool. Suisse*, t. V).

1889. Koenike, Zur Entwickelung der Hydrachniden (*Zool. Anz.*, Bd XII).

1882 *a*). Kramer, Ueber Gamasiden (*Arch. Naturg.*, Jh. XLVIII [1]).

1882 *b*). — Ueber die Segmentirung bei den Milben (*Arch. Naturg.*, Jh. XLVIII [1]).

1891. — Ueber die Typen den postembryonalen Entwickelung bei den Arachniden (*Arch. Naturg.*, Jh. LVII [2]).

1892. — Zur Entwickelung der Susswassermilben (*Zool. Anz.* Bd XV).

1882. Laboulbème et Megnin, Mémoire sur les *Argas* de Perse (*J. Anat. Physiol.*, t. XVIII).

1885. — Les *Argas* du Mexique (*J. Anat. Physiol.*, t. XXI).

1905. Lahille, Contribution à l'étude des *Ixodidæ* de la République Argentine (*Ann. Ministerio Agricult.*, t. II).

1902. Lamy, Recherches anatomiques sur les trachées des Araignées (*Ann. Sci. nat.*, sér. 8, t. XV).

1902. Launoy, Des phénomènes nucléaires dans la sécrétion (*C. R. Soc. Biol.*, t. LIV)

1903. — Contribution à l'étude des phénomènes nucléaires de la sécrétion (*Ann. Sci. nat.*, sér. 8, t. XVIII).

1865 et 1874. La Valette-Saint-Georges (A. von). Ueber die Genese der Samenkörper (*Arch. mikr. Anat.*, Bd I et X).

1886. — Spermatologische Beitrage (*Arch. mikr. Anat.*, Bd XXVII).

1903. Le Dantec (F.), Traité de biologie (*Alcan, édit. Paris*).

1855. Leydig (Fr.), Zum feineren Bau den Arthropoden (*Muller's Arch. Anat. Physiol.*)

1857. — Lehrbuch der Histologie des Menchen und der Thiere (*Frankfurt*).

1892. Lewis, Note on the process of oviposition as observed in a species of Cattle Tick (*J. R. Micr. Soc.*).

1900. — A contribution to the Life History of *Ixodes reduvius* (*J. Quekett Club*, sér. 2, vol. VII).

1901 *a*). — Copulation of *Ixodes reduvius* (*J. R. Micr. Soc.*).

1901 *b*). — A further note on *Ixodes reduvius* (*J. Quekett. Club.*, sér. 2, t. VIII).

1900 *a*). Lignières, La Tristeza ou maladie bovine dans la République Argentine (*Buenos-Aires*).

1900 *b*). — La Tristeza dans la République Argentine (*Bull. Soc. Medecine vétér.* n. s., t. XVIII).

1829. Lyonnet (P.), Anatomie des différentes espèces d'Insectes (*Mém. Mus. Hist. nat. Paris*, t. XVIII).

1901. Mac Clung, Notes on the Accessory Chromosome (*Anat. Anz.*, Bd XX).

1884 *a*). Mac Leod, Communication préliminaire relative à l'anatomie des Acariens (*Bull. Ac. Belgique*, sér. 3, t. VII).

1884 *b*). — Structure de l'intestin antérieur des Arachnides (*Bull. Ac. Belgique*, sér. 3, t. VIII).

1890. Marchal (P.), L'acide urique et la fonction rénale chez les Invertébrés (*Mém. Soc. Zool. France*, t. III)

1887. Mark, Simple eyes in Arthropods (*Bull. Mus. Comp. Zool.*)

1895. Martin (Joanny), Sur une nouvelle espèce d'*Ixodidæ* du Congo (*Ann. Sci. nat*, sér. 7, t. XVIII).

1874 *a*). Megnin, Note sur les métamorphoses des Acariens de la famille des Sarcoptides et des Gamasides (*C. R. Ac. Sci.*, t. LXXVIII).

1874 *b*). — Mémoire sur les Hypopes (*J. Anat. Physiol.*, t. X),

1876 *a*). — Mémoire sur les métamorphoses des Acariens en général et en particulier sur celles du *Trombidium* (*Ann. Sci. nat.*, Sér. 6, t. IV).

1876 *b*). — Quelques mots à propos des récents travaux d'Histoire naturelle des Acariens, publiés en France et en Allemagne (*J. Anat. Physiol.*, t. XII).

1876 *c*). — Monographie de la famille des Gamasides (*J. Anat. Physiol.*, t. XII).

1876 *d*). — Notes sur la faculté qu'ont certains Acariens, avec ou sans bouche, de vivre sans nourriture pendant des phases entières de leur existence, et même pendant toute leur vie (*C. R. Ac. Sci.*, t. LXXXIII).

1878. — Notes et présentations d'Ixodes (*Bull. Soc. ent. France*, sér. 5, t. VIII).

1880. — Les parasites et les maladies parasitaires (*Paris*, 2 vol.).

1892. — Les Acariens parasites (*Encyclopédie scientifique des aide-mémoire*, Paris).

1903. — Encore un mot sur la biologie des Tiques ou Ixodes (*C. R. Soc. Biol.*, t. LV).

1906. — Sur la biologie des Tiques ou Ixodes (*J. Anat. Physiol.* t. XL).

1889. Meinert (F.), Contribution à l'anatomie des Fourmilions (*Ov. Danske Selsk* Kjöbenhavn).

1901. Meves (F.), Ueber die sog. wurmförmigen Samenfäden von *Paludina* und über ihre Entwickelung (*Verh. Anat. Ges.*).

1903. — Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und über Entstehung, [nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygæra* (*Arch. mikr. Anat.*, Bd LXI).

1883-87. Michael, British *Oribatidæ* (*London*, vol. I et II).

1892 *a*). — Ticks, (*Natural Science*, vol. I).

1892 *b*). — On the variations internal Anatomy, especially genitals organs *Gamasidæ* (*Tr. Linn. Soc. London*, sér. 2, vol. V).

1895. — The internal Anatomy of *Thyas petrophilus* (*P. London Zool. Soc.*).

1896 *a)*. Michael, Sketches from the Anatomy of the Acarina *(J. R. Mic. Soc.)*.

1896 *b)*. — Internal Anatomy of *Bdella (Tr. Linn. Soc. London*, Sér. 2, vol. VI).

1901. — British Tyroglyphidæ *(London*, vol. I).

1898. Montgomery (Th.), The spermatogenesis of *Caloptenus* and *Cicada*, *(Zool. Jahrb. Anat.*, Bd XII).

1903. Motas, Sur le rôle des Tiques dans le développement de la Piroplasmose ovine (*C. R. Soc. Biol.*, t. LV).

1895. Mouret, Contribution à l'étude des cellules glandulaires (*J. Anat. Physiol.*, t. XXXI).

1816. Müller (d'Odenbach), Magasin entomologique de Germar (2 vol).

1829. Müller (J.), Sur les yeux des Insectes, des Arachnides et des Crustacés *(Ann. Sci. nat.* sér. 1, t. XVII).

1886. Nansen (F.), The structure and combination of the Histological Elements of the Central Nervous System *(Bergens Mus. Aarsberedning)*.

1896-97-99-01. Neumann. Revision de la famille des Ixodidés *(Mém. Soc. zool. France.*, t. IX, X, XII et XIV).

1902-04-05-06. — Notes sur les Ixodidés *(Arch. parasit.*, t. VI, VIII IX et X).

1905 *a)*. Newstead, On the pathogenic Ticks concerned in the Distribution of disease in Man. *(British medical journal*, vol. II).

1905 *b)*. — On the external Anatomy of *Ornithodoros moubata (Liv. School of Trop. med.)*

1905. Nicolle et Comte, Sur le rôle possible de *Hyalomma ægyptium* dans l'infection hémogrégarienne de *Testudo mauritanica*. (*C. R. Soc. Biol.*, t. LVII).

1905. Nordenskiöld, Zur Anatomie und Histologie von *Ixodes reduvius*. *(Zool. Anz.* Bd XXVIII).

1906 *a)*. — Zur Anatomie und Histologie von *Ixodes reduvius (Zool. Anz.* Bd. XXX).

1906 *b)*. — Ein eigenartiges Drüsensystem bei *Ixodes (Zool. Anz.* Bd. XXX).

1906. Pacaut et Vigière, Les glandes salivaires de l'Escargot. *(C. R. Ac. Sci.*, t. CXLII et *C. R. Soc. Biol.* t. LVIII).

1860. Pagenstecher, Beitrage zur Anatomie der Milben. *Trombidium holocericeum* u *T. tinctorium (W. Engelmann Leipzig.* Bd. I).

1861. PAGENSTECHER Beitrage zur Anatomie der Milben. *Ixodes ricinus* (*W. Engelman Leipzig* Bd. II).

1861-62. — Zur Anatomie der Milben (*Verh. Ver. Heidelberg* Bd. II).

1862 *a*). — Zur Kenntniss des *Ixodes reduvius* (*Zeitschr wiss. Zool.* Bd. XI).

1862 *b*). — Zur Anatomie von *Argas reflexus* (*Zeitschr. wiss. Zool.* Bd. XI).

1887. PARKER (J. H.), The eyes of Scorpions (*Bull. Mus. Comp. Zool*).

1902. PEREZ (Ch.), Contribution à l'étude des métamorphoses (*Bull. Sci. France Belgique*, t. XXXVII).

1904. — Sur les larves d'Hydrachnes (*C. R. Soc. Biol.*, t. LVI).

1876. PLATEAU (F.), Note sur les phénomènes digestifs, et la structure de l'appareil digestif chez les Phalangides (*Bull. Ac. Belgique*. sér. 2, t. XLII).

1877. — Recherches sur la structure de l'appareil digestif et phénomènes de la digestion chez les Araneides dipneumones (*Bull. Ac. Belgique*. sér. 2, t. XLIV).

1886. PLATNER (G.), Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kerntheilung. (*Arch. mikr. Anat.* Bd. XXVI.).

1890. PRENANT (A.), Sur les éléments séminaux d'un *Peripatus* (*Rev. biol. Nord France.*, t. II).

1880. RANVIER (L.), Leçons d'anatomie générale sur le système musculaire (*Paris*).

1900. REGAUD (Cl.) et POLICARD, Phénomènes secrétoires, formations ergatoplasmiques, et participation du noyau à la secrétion, dans les cellules des corps jaunes chez les Hérissons (*C. R. Soc. Biol.*, t. LII).

1901. REGAUD (Cl.), Variations de la chromatine nucléaire au cours de la spermatogenèse (*C. R. Soc. Biol.*, t. LIII).

1902. — Sur les variations de chromaticité des noyaux dans les cellules à fonction secrétoire (*C. R. Soc. Biol.*, t. LIV).

1868. ROBIN (Ch.), Mémoire sur les Sarcoptides avicoles et sur les métamorphoses des Acariens (*C. R. Ac. Sc.*, t. LXVI).

1902. SALMON and WARDELL STILES, Cattle Ticks (Ixodoidea) of the United States (*Ann. Rep. Bureau of Animal Industry* Washington).

1805-12. SAVIGNY, Description de l'Egypte (*Paris*).

1888. SCHAUB, Ueber die Anatomie von *Hydrodroma* (*S. B. Ak. Wien.* Bd. XCVII).

1884. Schimkewitch, Etude sur l'anatomie de l'*Epeire (Ann. Sci. nat.*, sér. 6, t. XVII).

1885. — Sur un organe des sens des Araignées *(Zool. Anz.* Bd. VIII).

1891. Schlechtendal, Ueber das Eierlegen der Ixodes Weibchen. *(Jahresber. Ver. Zwickau).*

1836. Siebold, Ueber die Spermatozoen der wirbellosen Thiere *(Arch. Anat.).*

1846. — Lehrbuch der Vergleichenden Anatomie *(Leipzig).*

1902. Sig Thor, Untersuchungen über die Haut versch. dickhäutiger Acarina *(Arb. Inst. Wien.* Bd. XIV).

1903. — Recherches sur l'anatomie des Acariens prostigmatiques *(Ann. Sci. nat.* ser., 8, t. XIX).

1892. Smalian, *Argas reflexus* in Ascherleben *(C. B. Vereins Sach. u. Thür).*

1893. Smith and Kilborne, Investigations into the nature, causation and prevention of Texas or Sonthern Cattle Fever of the United States *(Ann. Rep. Bureau of Animal Industry* Washington).

1904. Spiess, Recherches anatomiques et histologiques sur l'appareil digestif de l'*Aulastome (Rev. Suisse Zool.*, t. XII).

1895. Supino, Embriologia degli Acari *(Atti Soc. Veneto-Trent.*, sér. 2, t. II).

1889. St-Remy, Contribution à l'étude du cerveau des Arthropodes tracheates *(Arch. Zool. exp.*, sér. 2, t. V *bis).*

1812. Treviranus (G. R.) Ueber den inneren Bau der Arachniden *(Gottingen).*

1832. — Ueber den Bau der Nigua *(Zeitschr. Physiol. von Tiedemann u. Treviranus).*

1892. Trouessart, Considérations générales sur la classification des Acariens, et essais d'une nouvelle classification *(Rev. Sci. Nat. Ouest.)*

1902. — Existence de la parthénogenèse chez le *Gamasus auris (C. R. Soc. Biol.*, t. LIV).

1904 *a).* — Sur la coexistance de deux formes d'Hypopes dans une même espèce chez les Acariens du genre *Trichotarsus (C. R. Soc. Biol.*, t. LVI).

1904 *b).* — Sur le mode de fécondation des Sarcoptides et des Tyroglyphides *(C. R. Soc. Biol.*, t. LVI).

1902. Vaney (C.), Contribution à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères *(Ann. Univ. Lyon*, t. IX).

1882. Vitzou, Recherches sur la structure et la formation des téguments

chez les Crustacés décapodes (*Arch. Zool. exp.*, sér. 1, t. X).

1903. Voïnov (D. N.), La spermatogénèse d'été chez *Cybister rœselii* (*Arch. Zool. exp.*, sér. 4, t. I).

1892. Wagner (J.), Zur Entwicklungsgeschichte der Milben (*Zool. Anz.* Bd. V).

1894. — Die Embryonalentwicklung von *Ixodes calcaratus* (*Trudui St-Peterb. Obshch.*, t. XXIV).

1895. — Beiträge zur Philogenie der Arachniden (*Jena Zeitschr.* Bd. XXIX).

1896. — Einige Beobachtungen über die Spermatogenese bei den Spinnen (*Zool. Anz.* Bd. XIX).

1888. Wagner (W.), La mue des Araignées (*Ann. Sci. nat.*, sér. 7, t. VI).

1885. Wiedersperg, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörper (*Arch. mikr. Anat.* Bd. XXV).

1895. Wilcox (E. V.) Spermatogenesis of *Caloptenus* and *Cicada* (*Bull. Mus. Comp. Zool.*).

1888 *a*). Winckler, Anatomie der Gamasiden (*Arb. Inst. Wien.* Bd. VII).

1888 *b*). — Das Herz der Acarinen (*Arb. Inst. Wien.* Bd. VII).

EXPLICATION DES PLANCHES

LETTRES COMMUNES A TOUS LES DESSINS

c. d. Canal déférent.
cer. Cerveau.
ch. Chélicères.
ch. a. Chitine achromatique rigide.
ch. c. Chitine chromophile molle.
c. gl. s. Canaux des glandes salivaires.
c. p. Cellules plasmodiques du tube digestif.
cr. Concrétions de guanine.
ga. Gaine des chélicères.
gl. a. m. Glande génitale mâle annexe médio-dorsale.
gl. a. p. — — postérieure.
gl. a. v. — — ventrale.
gl. c. Glande céphalique.
gl. s. Glandes salivaires.
gl. t. Glandes tégumentaires.
hy. Hypoderme.
l. Leucocytes.
m. ch. Muscles des chélicères.
m. d. ph. — dilatateurs du pharynx.
m. dv. — dorso-ventraux.
m. p. — des pattes.
m. r. ch. — rétracteurs des chélicères.
n. Noyaux.
n. ap. Nerf de l'aire poreuse.
n. o. Nerf optique.
œ. Œsophage.
ov. Ovaire.
p. d. Produit de déchet des cellules digestives.
ph. Pharynx.
r. Rostre.
s. a. Cellules sensorielles de l'aire poreuse.
s. r. Cellules rétiniennes.
t. Testicule.
t. d. Tube digestif.
t. m. Tubes de Malpighi.
tr. Trachées.
ut. Utérus.
v. ex. Vésicule excrétrice.

PLANCHE I

PLANCHE I

Fig 1. — Coupe frontale dans la partie postérieure du corps d'*Ixodes hexagonus* ♀ au moment de la mue, montrant le rejet de la chitine chargée de concrétions *cr.* G = 112.

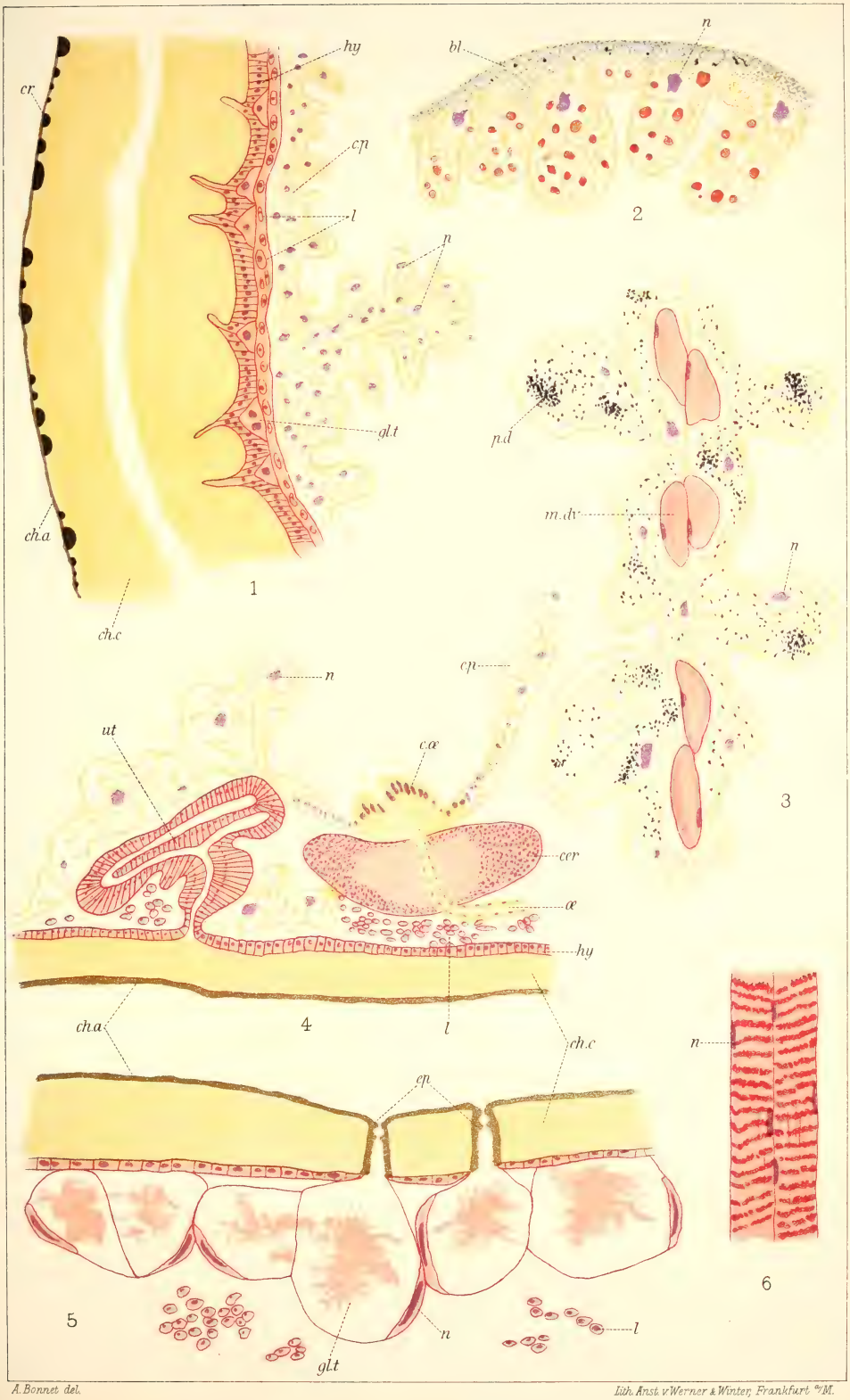
Fig. 2. — Epithélium plasmodique des cæcums digestifs de *Hyalomma syriacum* ♂ avec des granulations bleues *bl.* et des gouttelettes colorées en rose. G = 350.

Fig. 3. — Coupe frontale dans l'abdomen d'une nymphe brune d'*Ixodes hexagonus*, montrant l'épithélium des cæcums digestifs chargé de produits de déchet, sous forme de granulations noires *p. d.* G = 350.

Fig. 4. — Coupe sagittale médiane dans la région ventrale d'une nymphe d'*Ixodes hexagonus* ♀ montrant le bouquet des cellules œsophagiennes *c. œ.* faisant saillie dans la poche centrale du tube digestif, et passant par le point où s'ouvrira, à l'extérieur, l'utérus chez l'adulte. G = 112.

Fig. 5. — Glandes hypodermiques de *Hyalomma syriacum* ♂, et conduits avec leurs épaulements chitineux *ep.* G = 112.

Fig. 6. — Coupe longitudinale d'un muscle des pattes de *Hyalomma ægyptium*. G = 320.



A. Bonnet del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

PLANCHE II

PLANCHE II

Fig. 7. — Coupe sagittale de l'aire poreuse d'*Ixodes hexagonus* avec ses cellules sensitives piriformes *s. a.* G = 450.

Fig. 8. — Coupe transversale d'un muscle dorso-ventral de *Hyalomma ægyptium*. G = 180.

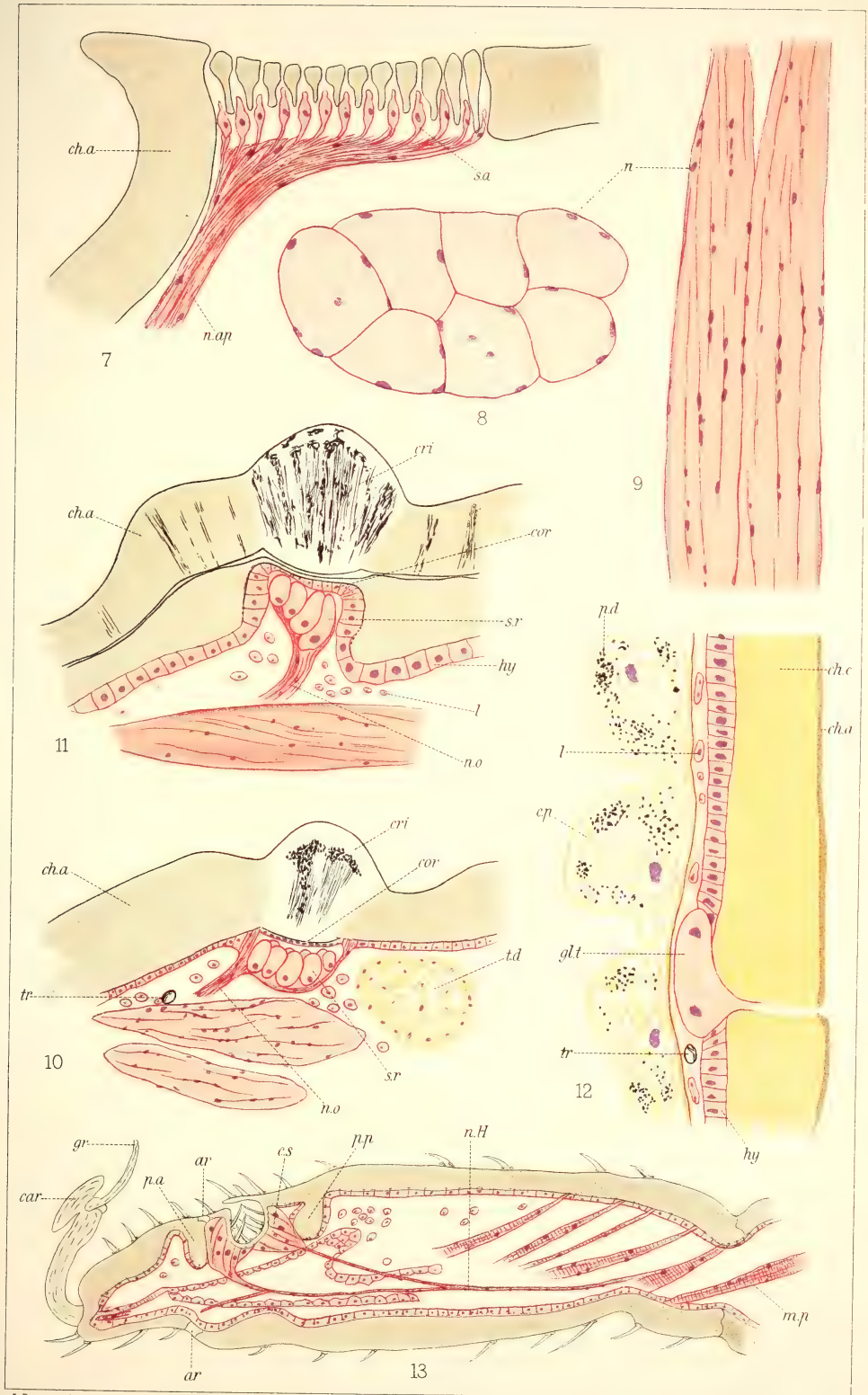
Fig. 9. — Coupe longitudinale d'un muscle dorso-ventral de *Hyalomma ægyptium*. G = 180.

Fig. 10. — Coupe transversale de l'œil de *Hyalomma syriacum* ♂ avec le pigment noir du cristallin, *cor* cornée, *cri* cristallin. G = 112.

Fig. 11. — Coupe transversale de l'œil de *Hyalomma syriacum* ♀ au moment de la mue. G = 112.

Fig. 12. — Hypoderme avec glande tégumentaire et cellules digestives chez une nymphe brune de *Ixodes hexagonus*. G = 320.

Fig. 13. — Coupe longitudinale de la première paire de pattes de *Hyalomma ægyptium* ♀ passant par l'organe de Haller, *ar.* articulation de l'extrémité de la patte, *car.* caroncule, *c. s.* cellules sensitives de l'organe de Haller, *gr.* griffe, *n.H.* nerf de l'organe de Haller, *p.a.* pilier chitineux antérieur, *p. p.* pilier chitineux postérieur. G = 90.



A. Bonnet del.

lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

PLANCHE III

PLANCHE III

Fig. 14. — Coupe sagittale médiane de *Argas reflexus* ♀ avec l'utérus *ut.* gonflé de spermatozoïdes. G = 20.

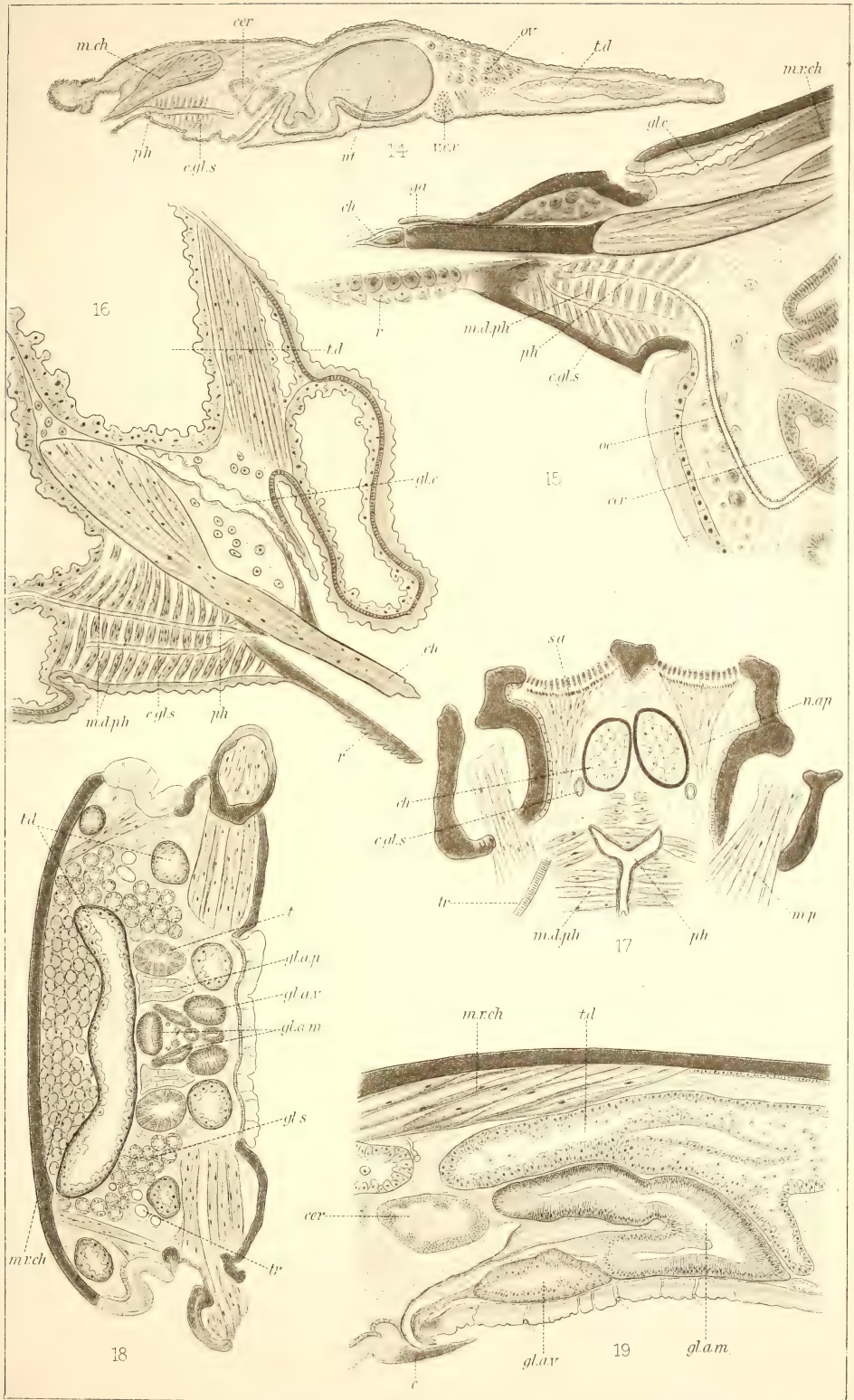
Fig. 15. — Coupe sagittale médiane dans la région du rostre de *Ixodes hexagonus* ♀. G = 54.

Fig. 16. — Coupe sagittale médiane dans la région du rostre de *Ornithodoros turricata* ♀. G = 40.

Fig. 17. — Coupe frontale passant par l'aire poreuse de *Ixodes hexagonus*, montrant l'épanouissement du nerf au-dessous de l'organe sensoriel. G = 65.

Fig. 18. — Coupe transversale en arrière de l'ouverture génitale de *Hyalomma ægyptium* ♂ passant par les testicules et les glandes annexes. G = 35.

Fig. 19. — Coupe sagittale médiane de *Hyalomma ægyptium* ♂ passant par les glandes annexes médio-dorsales et ventrales, et par l'ouverture génitale ; *e* plaquette chitineuse fermant l'ouverture génitale. G = 40.



A. Bonnet del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

PLANCHE IV

PLANCHE IV

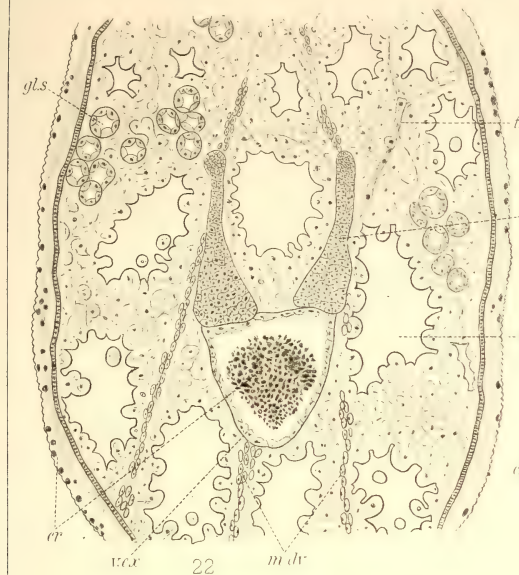
Fig. 20. — Coupe transversale dans la région postérieure d'une nymphe brune d'*Ixodes hexagonus*, au début de la digestion du sang. G = 40.

Fig. 21. — Coupe frontale dans la région moyenne du corps d'une nymphe brune d'*Ixodes hexagonus* au commencement de la reconstitution des cæcums digestifs. G = 40.

Fig. 22. — Coupe frontale dans la région moyenne du corps d'une nymphe blanche d'*Ixodes hexagonus* vers la fin de la résorption du sang, et lorsque les cæcums digestifs sont reformés; la vésicule excrétrice et la chitine sont chargées de concrétions de guanine. G = 40.

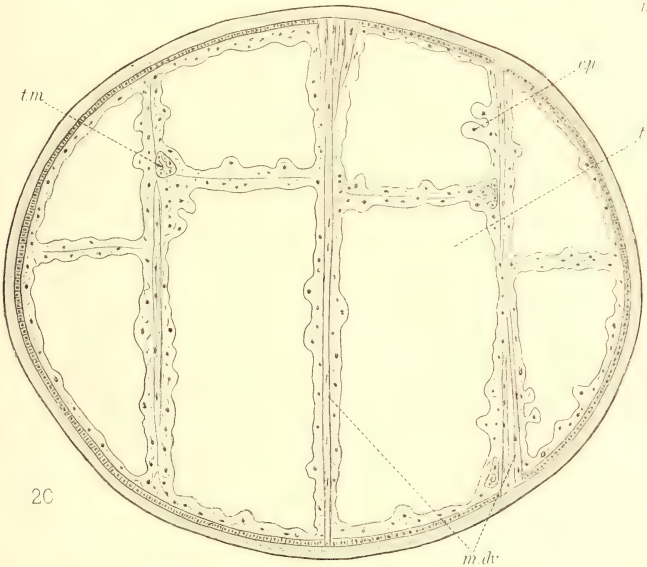
Fig. 23. — Coupe frontale dans un ovaire jeune d'une nymphe d'*Ixodes hexagonus*, *a* région antérieure avec des ovogonies, *p* région postérieure avec des ovules. G = 112.

Fig. 24. — Glande génitale annexe ventrale de *Hyalomma ægyptium* ♂. G = 450.



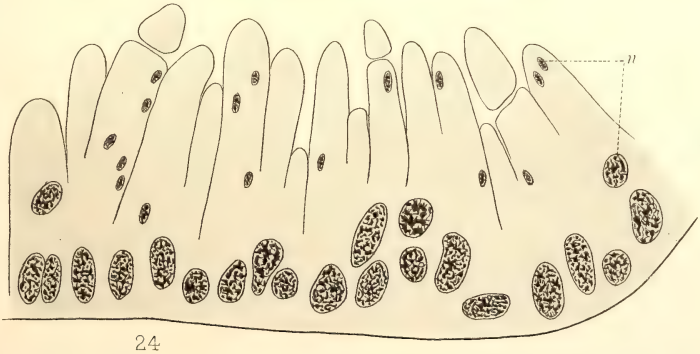
22

21



20

23



24

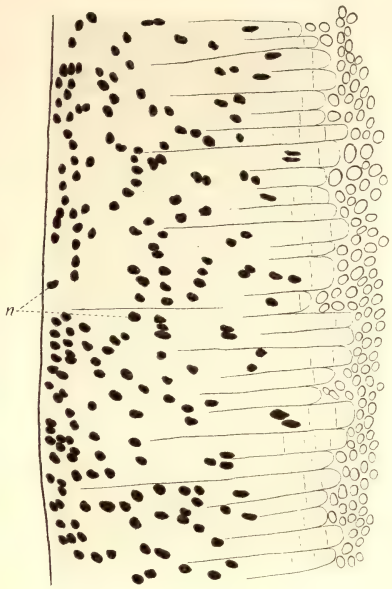
A. Bonnet del.

PLANCHE V

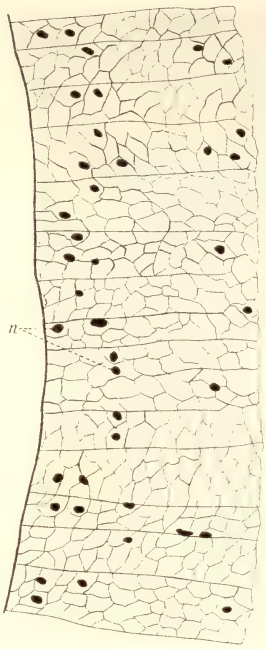
PLANCHE V

TOUS LES DESSINS REPRÉSENTÉS SUR CETTE PLANCHE SONT RELATIFS A *Hyalomma ægyptium* ♂

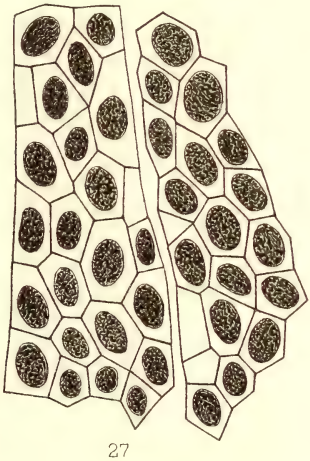
FIG. 25. — Glande génitale annexe médio-dorsale. G = 600.
FIG. 26. — Glande génitale annexe postérieure. G = 450.
FIG. 27. — Spermatogonies dans la région antérieure du testicule. G = 1200.
FIG. 28. — Spermatogonies dans la zone d'accroissement. G = 450.
FIG. 29. — Spermatocytes disposés en rosette. G = 450.
FIG. 30. — Spermatocytes en voie de division. G = 450.



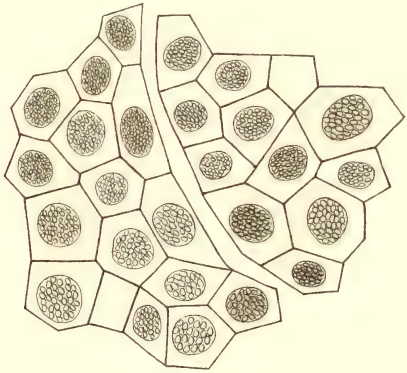
25



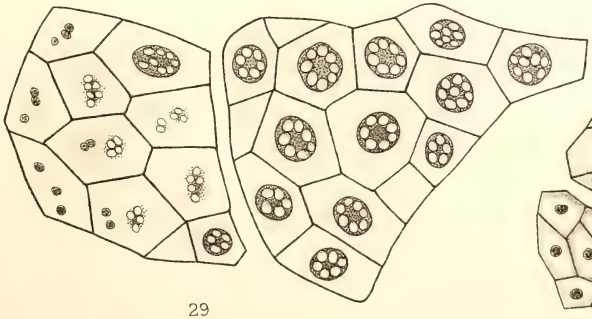
26



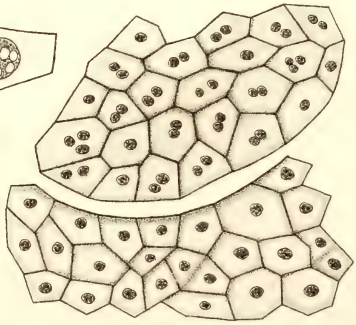
27



28



29



30

A. Bonnet del

Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a/M.

PLANCHE VI

PLANCHE VI

TOUS LES DESSINS REPRÉSENTÉS SUR CETTE PLANCHE SONT RELATIFS A *Hyalomma ægyptium* ♂

FIG. 31. — Spermatides. G = 450.

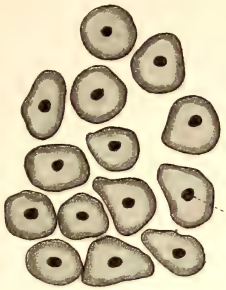
FIG. 32. — Spermatides au commencement de la condensation du protoplasma à l'un des pôles de la cellule. G = 450.

FIG. 33. — Spermatides plus développées se transformant en spermatozoïdes filiformes. G = 450.

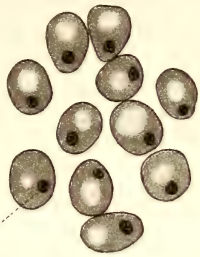
FIG. 34. — Coupes transversales dans les spermatozoïdes en bâtonnets. G = 1200.

FIG. 35. — Trois spermatozoïdes en bâtonnets G = 850.

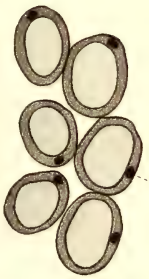
FIG. 36. — Deux spermatozoïdes filiformes à cupule, avec leur extrémité recourbée, *cu* cupule avec protoplasma diffluent. G = 700.



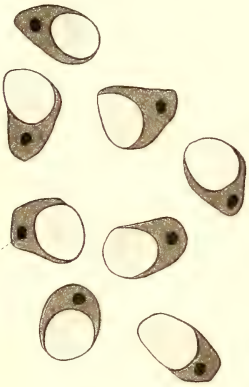
31



32

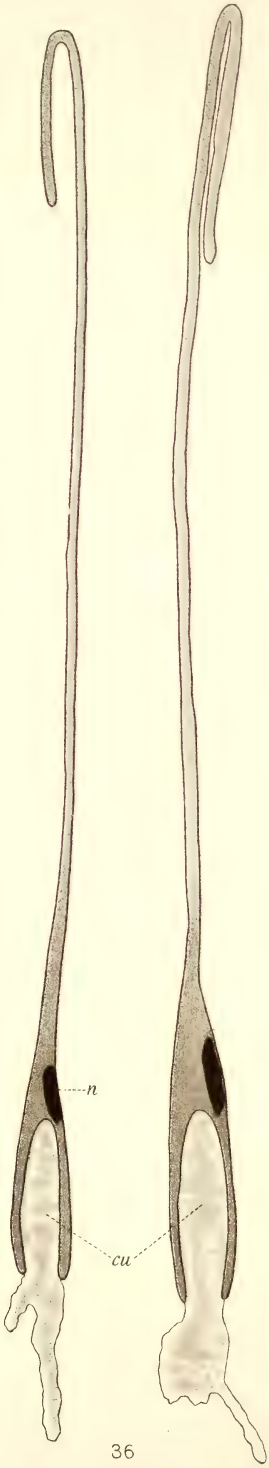


34



33

35



36

A. Bonnet del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION 1

TECHNIQUE 7

ETUDE ANATOMIQUE DE L'ADULTE 9

Chapitre premier. — *Chitine et productions tegumentaires* . 9

Chitine des articulations 13

Poils 13

Canaux glandulaires. 15

Chapitre II. — *Hypoderme et glandes* 17

Hypoderme 17

Glandes tégumentaires. 19

Glande céphalique 22

Chapitre III. — *Système nerveux*. 26

Chapitre IV. — *Organe des sens* 35

Organe de Haller. 35

Aire poreuse 37

Œil 39

Mue de l'œil 41

Poils sensitifs 42

Chapitre V. — *Appareil respiratoire*. 44

Chapitre VI. — *Glandes salivaires et venimeuses* 51

Glandes salivaires 52

Glandes à venin 56

Conduits excréteurs 58

Crapitre VII. — *Relations entre les organes digestifs et excréteurs*. 61

Chapitre VIII. — *Appareil digestif* 67

Chapitre IX. — *Appareil excréteur* 84

Chapitre X. — *Système circulatoire. Leucocytes. Tissus conjonctif et adipeux* 92

Chapitre XI. — *Tissu musculaire et musculature* 96
Mode d'attache et rapport des cellules hypodermiques avec les muscles 98
Disposition des muscles. 100
Musculature générale du corps 100
Musculature de la région buccale. 102
Musculature des pattes 103

Chapitre XII. — *Organes génitaux* 105
Organes génitaux du mâle 105
Glande génitale 106
Conduits déférents et glandes annexes 120
Organes génitaux de la femelle 122

Chapitre XIII. — *Accouplement et ponte* 127

ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT 133

Chapitre XIV. — *Développement embryonnaire* 133
Appendices 137
Centres nerveux 139
Endoderme. 140
Mésoderme. 142

Chapitre XV. — *Développement post-embryonnaire*. . . . 146
Développement larvaire. 148
Développement nymphal 150
Evolution du tube digestif et des organes excréteurs . . 153

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE 161

EXPLICATION DES PLANCHES. 173
Lettres communes à tous les dessins 174
Planche I 175
Planche II 177
Planche III. 179
Planche IV. 181
Planche V 183
Planche VI. 185

Lyon. — Imprimerie A. REY, 4, rue Gentil. — 44899

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00673 9502